No. 22 September, 1960

BULLETIN
OF THE
HOKKAIDO REGIONAL FISHERIES RESEARCH LABORATORY

FISHERIES AGENCY

水　産　庁

北海道区水産研究所研究報告

第 22 号

北 海 道 区 水 産 研 究 所
北 海 道 余 市 町
昭 和 3 5 年 9 月

HOKKAIDO REGIONAL FISHERIES RESEARCH LABORATORY
YOICHI, HOKKAIDO, JAPAN

水産庁北海道区水産研究所研究報告

第二十二号

目　　次

甲殻類の脱皮時における長さの増大について

倉　田　　博

Increase in Size at Molting in Crustacea

By

Hiroshi KURATA

SUMMARY

Increase in size of Crustacea is not a continuous process, but there appears a sudden and marked change at very definite periods. At each molting a rapid swelling takes place as a result of absorption of water through the integument and gills. Growth at other times is impossible because of the rigidity of the exoskeleton. The growth of Crustacea, therefore, can be studied in two aspects ; one is the size increment at molting and the other the frequency of molting. In the present paper the size increment at molting is analyzed, and a method is presented to estimate the length at successive stages of crustaceans and one arachnid.

Formulation of Hiatt's graphic method

The method employed is what was developed by Hiatt in 1948. In order to demonstrate the difference between sexes in growth rate in mature individuals of *Pachygrapsus crassipes,* he used a new graphic method in which the post-exuvial lengths (L_{n+1}) were plotted against the initial lengths (L_n). The points on the graph thus plotted fall in a straight line.

This method of plotting growth data is called "Hiatt's graphic method" in the present paper and an attempt is made first to formulate it. A diagrammatic illustration of the method is represented in Text-figure 1.

This straight line may be expressed by the following formula, where a and b are constants :

$$L_{n+1}=a\ L_n+b. \qquad (1)$$

In order to express the length (L_n) at any given stage as a function of the stage number (n), formula (1) should be transformed as follows :

$$L_1=a\ Lo+b,$$
$$L_2=a\ L_1+b=a^2Lo+ab+b,$$
$$L_3=a\ L_2+b=a^3Lo+a^2b+ab+b,$$
$$\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots$$
$$L_n=aL_{n-1}+b=a^nLo+a^{n-1}b+\cdots\cdots\cdots\cdots+b,$$
$$=a^nLo+b\frac{1-a^n}{1-a},\text{ provided that } a\neq 1,$$
$$=a^nLo+B(1-a^n),\text{ where } B=\frac{b}{1-a},$$
$$=a^n(Lo-B)+B.$$

Now putting

$$A = L_0 - B = \frac{L_1 - b}{a} - \frac{b}{1-a},$$

one obtains

$$L_n = A \cdot a^n + B. \qquad (2)$$

It is interesting to note that if $B\left(=\frac{b}{1-a}\right)=0$, formula (2) becomes identical in principle with that expressing Dyar's law and Brook's law as well. If a=1, formula (2) becomes

$$L_n = L_0 + nb = L_1 + (n-1)b. \qquad (2')$$

This formula is identical with Ito's third formula which was developed by him in 1953 in the study of growth in the copepod, ***Acanthodiaptomus***.

The straight line in Text-figure 1 may also be expressed as

$$L_{n+1} - L_n = a(L_n - L_{n-1}). \qquad (3)$$

The equation indicates that the length increments at successive moltings make a geometric series with "a" as a common ratio. The constant a, therefore, denotes a rate at which the size increments at successive moltings vary, and is called in the present paper the ***growth coefficient***. The growth pattern of Crustacea may be divided into three types by the values of the growth coefficient :

(1) $a>1$, ***progressive geometric growth*** (PG) where the successive amounts of post-exuvial length increment increase as the initial length of the animal increases,

(2) $a<1$, ***retrogressive geometric growth*** (RG) where the successive amounts of post-exuvial length increment decrease as the initial length of the animal increases,

(3) $a=1$, ***arithmetic growth*** (AG) where the successive amounts of post-exuvial length increment remain constant regardless of the initial length of the animal.

The constant b is a parameter which is related to the actual amount of post-exuvial length increment.

When the growth data cover most of the life span of a crustacean, inflexion points appear in Hiatt's graph in most cases at or near the points of lengths of the first post-larva and of sexual maturity respectively. The life of a crustacean may be divided into three phases ; larval, juvenile and mature, by the inflexion points. Growth in each phase is expressed in Hiatt's graph by a straight line with respective growth parameters. The initial length (L_n) at an inflexion point should be taken as L_1 in the growth phase following the inflexion point, and can be calculated by the formula :

$$L_n\ (=L_1) = \frac{b' - b}{a - a'},$$

where a and b are the growth parameters below the inflexion point and a′ and b′ are those above the inflexion point. The stage number (n) should also be newly reckoned from the stage at any inflexion point.

If a is less than 1 and n approaches ∞, Ln tends to be L_∞, and a^n to be 0, and so from formula (2) one obtains

$$L_\infty = B = \frac{b}{1-a}.$$

The ultimate length of the crustacean can be calculated by this equation.

Dividing by L_n the terms on both sides of formula (1) one has

$$\frac{L_{n+1}}{L_n} = a + \frac{b}{L_n}, \qquad (4)$$

and from formula (3)

$$\frac{L_{n+1}-L_n}{L_n}=a\left(1-\frac{L_{n-1}}{L_n}\right)=a+\frac{b}{L_n}-1. \qquad (5)$$

These equations indicate that, so far as the growth of the crustacean follows after this fashion, both the growth ratio and the growth rate decrease invariably as the length of the animal increases. It is, therefore, an erroneous measure to compute an average rate or ratio from growth data obtained in animals of different size.

Application to the published growth data

Length increment at molting has been observed by many workers including the present author in various species of crustaceans and in one arachnid. These data, so far as available to the present author, were treated in Text-figures 3–36 by Hiatt's graphic method and the growth parameters were determined for each datum by the method of least squares. The species treated are as follows.

CRUSTACEA

OSTRACODA (1) *Cyprinotus* sp.

COPEPODA (2) Nauplius (of 13 species).

MYSIDACEA (3) *Neomysis japonica*, (4) *Gastrosaccus vulgaris*.

ISOPODA (5) *Ligia oceanica*, (6) *Porcellio scabar*.

AMPHIPODA (7) *Gammarus chevreuxi*, (8) *Pseudoprotella phasma*.

EUPHAUSIACEA (9) *Thysanoessa inermis*.

DECAPODA, NATANTIA (10) *Penaeus setiferus*, (11) *Crangon vulgaris*, (12) *Pandalus kessleri*.

PALINURA (13) *Panulirus jabonicus*. (14) *P. argus*.

ASTACURA (15) *Homarus americanus*, (16) *Cambaroides japonicus*.

ANOMURA (17) *Paralithodes camtschatica*, (18) *P. brevipes*.

BRACHYURA (19) *Cancer magister*, (20) *C. pagurus*, (21) *Carcinus maenus*, (22) *Xantho floridus*, (23) *Cycloxanthops novemdentatus*, (24) *Eriocheir japonicus*, (25) *Pachygrapsus crassipes*, (26) *Hemigrapsus sanguineus*, (27) *Maia squinado*.

ARACHNIDA, XIPHOSURA (28) *Tachypleus tridentatus*.

Values of growth coefficient (a) in larval phase are in most cases between 1.25–1.40 (strong PG-type) and in juvenile phase 1.10–1.20 (weak PG-type). After reaching sexual maturity in all but one species examined, in which the growth data had been taken separately by sexes, growth of the females differs from that of males. The general rule in this respect was that females show lower values of growth coefficient (0.85–0.95) than males (1.00–1.10), though in the head width of *Porcellio scabar* the reverse was true (see Fig. 9). In *Hemigrapsus sanguineus*, however, there appeared no significant difference between males and females in the values of growth parameters even in mature phase (cf. Fig. 34).

Discussion and conclusion

This method of plotting growth data permits the derivation of an equation by which the length at any given stage or stage number of any given length can readily be calculated. It should be noted that this is possible even when the actual stage number of the animals in which the growth data were obtained is not known, provided that only L_1 of the larval or the juvenile phase

had been determined by the actual measurements of the first stage larvae or the first post-larvae.

The method resembles superficially the graphic method that Walford developed in 1946. But in his graph every time interval between L_n and L_{n+1} was equal, while in Hiatt's graph it is highly variable because the length of time of the intermolt period in Crustacea varies with temperature, age of the animal, amount of food available and other environmental conditions. Nevertheless, every interval between L_n and L_{n+1} in Hiatt's graph has an equal significance in that it always means the completion of one molting cycle.

It is very suggestive that the points in Hiatt's graph fall in a straight line. It may be concluded from this fact that the interval between the two lengths (L_n and L_{n+1}) which is due to the establishment of such a relationship may not be an equal time as Walford has used but may be a unit of time which is ***biological***. The length of an intermolt interval in crustaceans, that is, the time interval between one molt and the next, may be regarded as a sort of biological unit of time.

Items of evidence are presented in this study that the growth data obtained in captive animals do not always yield the true values of growth parameters. The errors are attributable to two facts ; one is that the actual amount of length increment at molting is less in captives than in wild animals, and the other is that the retardation of growth in captive animals is, in most cases, more severe in comparatively smaller than in larger animals. In captive animals, therefore, parameter "a" has an inclination to be higher and "b" to be lower than the true values. Very little knowledge is yet available about what mechanisms are responsible for the control of the size increment at molting. So that, for the estimation of the true values of growth parameters, it is necessary to measure the size increment at molting under circumstances as near natural as possible. The methods to obtain the growth data comparable to that in wild animals were discussed in the Japanese text.

The three parameters, a, b and L_1, employed in the present paper are very easy to compute. They define the growth pattern of crustaceans, and so are useful for distinguishing between populations with differing growth patterns.

In the method described only the relationship of the lengths at two successive stages is dealt with. Time factors are not included. It is put aside for the present how large an interval of time may intervene between the two lengths (L_n and L_{n+1}). So, the age or the length-on-time growth of crustaceans cannot be estimated by this method alone. For that purpose it is needful to know about the frequency of molting in crustaceans of which present knowledge is quite meager with much yet remaining to be studied.

は し が き

この報告は甲殻類の年令を推定するためのひとつの新らしい方法に関するものである。甲殻類の年令に関する研究は従来もしばしば行なわれたが，推定方法は未だに確立されていない。生活史の長い場合には特にそうである。梶田(1933)および竹内(1935)はタラバガニについて，それぞれ第2触角節数および平衡石による年令査定の可否を検討したが，何れもその不可なることを認めた。第2触角節数は，Kurata (1955) もホツカイエビの令期* の査定に用い得ることを示したが，この形質が有効なのは生活史のごく初期だけであっ

* 甲殻類では従来「令期」という術語は用いられず，普通単に「期」と呼ばれている。これは，もともとは外部形態の変化に基ずいて定められたある決った発生段階を指す語である。しかし，孵化後の脱皮回数が同じ個体は必ずしも常に同一形態を示すとは限らない（例えば，MacDonald, 1927； Broad, 1957； 倉田，1960 b を参照)。したがって脱皮回数に基ずく発生（ないしは成長）段階を指す場合には何か別の術語を用いるべきである。ここでは昆虫の例に倣って令または令期を用いた。

た。結局，現在のところ，魚類や二枚貝に見られるいわゆる年令形質に相当する組織は甲殼類では全く知られていない。したがって，個体について年令ないしは令期を直接査定あるいは推定することは，生活史のごく初期を除いては，ほとんど不可能である。従来，年令推定に用いられ，かつ役に立ったのは主に甲長（または甲幅）組成であった。例えば丸川(1933)はタラバガニについて主に甲幅組成に基ずいて雄では31歳，雌では24歳までの年令推定を行なった。しかし，甲幅組成によってこのような高年令まで推定された例は他にはなく，分布のモードをすべて年令と対応させた点に疑問の余地があると考えられている（佐藤，1958)。この点はまた，MacKay and Weymouth (1935) によっても批判された。このように甲長（幅）組成による方法における最も面倒な問題は頻度分布のモードを如何にして年令と対応させるかという点にある。この問題が解決されていなかったことが，従来行なわれた年令推定を，生活史が長い場合には特に，不確実にした理由であると考えられる。甲長（幅）組成から甲殼類の年令を推定するに当ってひとつの根拠を提供することが，この研究の主な目的である。

甲殼類の成長にはひとつの特徴がある。それは，よく知られているように，体が硬い外骨骼に覆われているために大きさの変化が脱皮時に限られていることである。Nauplius や昆虫では脱皮を伴なわない体の伸長が起ることが知られているが（Hudinaga, 1942；牧，1935；徳永，1928)，少くとも大型甲殼類では体の大きさは脱皮しない限り変らない。ある個体が孵出してからその生活史を終るまでにとり得る大きさは，甲殼が硬い間だけ考えれば，不連続であり段階的である。この点が魚類その他の脱皮を行なわない動物の成長と，少くとも表面的には，いちじるしく違う特徴である。したがって甲殼類の成長は基本的には１回の脱皮による増大と脱皮の頻度との二つの要素に分けて考えることが出来る。

この報告では，先ず１回の脱皮による長さの成長を分析し，その結果，甲殼類の成長に関するひとつの新らしい実験式を提出した。

本文に入るに先立ち，本報告原稿の作製に当って有益な御助言と御校閲とを賜ったことに対して，東北大学今井丈夫教授に深く謝意を表する。

従来提唱された成長式

脱皮時における長さの成長に関しては古くから多くの甲殼類や昆虫で観察が行なわれ，その結果にもとずいて，いくつかの実験式が提唱されている。昆虫においては脱皮時における成長は普通成長比（$L_{n+1}/L_n=$第（n+1）令の長さ/第（n）令の長さ）で表わされているが，鱗翅目その他の幼虫ではこの値が一定であることが確かめられ，Dyar の法則として知られている。また Przibram & Megusar (1912) は *Sphodromantis bioculata* の成長研究から各令期毎に１回の体細胞の分裂が起り，その結果として成長比は重量では２倍，長さでは $\sqrt[3]{2}$（=1.26）倍になると提唱した。これは一般に Przibram の法則と呼ばれている。しかしどちらの法則も，特に後者は，昆虫においてすら必ずしも普遍的でない（徳永，1928；内田，1941)。

甲殼類では脱皮による成長は普通成長率（$L_{n+1}-L_n/L_n$）で表わされているが，この場合にも古くは一定であると考えられた。例えば Williamson (1904) および Pearson (1908) は *Cancer pagurus* の１回の脱皮による成長を観察した結果，成長率は変異が大きいことを認めながらも，それは実験動物の一般的な健康状態，餌の量，飼育水の水質，水温その他の影響によるもので，本来は恐らく一定であろうと考えた。しかしそれが誤まりであることは Olmstead & Baumberger (1923) によって確かめられ，成長率は大型個体ほど小さくなることが明らかにされた。同様な現象はその後も多くの種類について観察された（*Paralithodes*，梶田・中川，1932；丸川，1933；佐藤，1959；*Panulirus*，中村，1940；Travis, 1954；*Pachygrapsus*, Hiatt, 1947；*Cancer*, Mackay & Weymouth, 1953 等)。また性成熟に達した個体の成長率が未熟個体におけるよりも小さいことも *Homarus* について観察されている（Templeman, 1936)。しかし成長に伴なって成長率ないしは成長量がどのような規則性にしたがって変化するかという点に関しては，大型甲殼類ではまだ検討された例が見当らない。

甲殼類において提唱された成長式は主に幼生期の成長に関する観察から導かれた。例えば Fowler (1909) によって提唱された Brooks の法則がそうである。この法則は，$L=\beta e^{\alpha S}$，で表わされる。ただし，Lは長

さ，Sは令期，αとβとは常数である。この式が多くの甲殻類幼生に適用され得ることは花岡（1952）も認めているが，実は前記 Dyar の法則と本質的には同じものである。なぜなら，$L_{n+1}/L_n=e^{\alpha}$，となり1回の脱皮による成長比が一定であることを意味しているからである。また，$1/L \cdot dL/dS=\alpha$，で成長率も一定である。花岡（1944，1952）は特に pelagic な Copepoda nauplius の成長に適合する式として，新らたに，$L=bS^a$，を提唱した。この式では，$L_{n+1}/L_n=(1-1/S)^a$，で成長比は令期が進むにつれて小さくなる。また，$1/L \cdot dL/dS=a/S$，で成長率は令期に逆比例する。伊藤（1953）は *Acanthodiaptomus* (Copepoda) の幼生期の成長に関して，新らたに第三の成長式，$H=mS+n$（ただし，Hは頭長，Sは令期，m，nは常数），を得た。この式では，$H_{l+1}/H_l=1+m/H_l$，また $H_{l+1}-H_l/H_l=m/H_l$，で，成長比は頭長が大きいほど小さくなり，成長率は頭長に逆比例する。しかし，何れにしてもこれらの成長式は幼生期の成長から導びかれたことと，長さが令期の函数として表わされているために，そのまま成体の成長に応用することは難かしい。幼生期と成体とでは成長様式が違うかも知れず，また最小成体型以後はごく初期を除いて外部形態の特徴から令期を査定することもほとんど不可能である。

Hiatt（1947）は *Pachygrapsus crassipes* の成長解析に当って雌雄による違いを示すためにひとつの新らしい図示法を用いた。それは横軸にとった脱皮前の甲幅に対して縦軸にとった脱皮後の甲幅を plot する方法である。こうすると直線が得られる。その後 Knudsen（1959）はアウギガニ（Xanthid crabs）の成長解析にこの方法を踏襲した。しかし両者とも数式化する試みはしていない。この方法は Walford（1946）が魚類その他の動物の成長解析に用いた図示法（いわゆる，定差図法）と一見よく似ている。しかし Walford は L_n と L_{n+1} との間隔を任意の一定時間間隔としたのに対して，ここでは令期である点が違う。甲殻類における令期の長さ，すなわち脱皮から次の脱皮までの期間，は水温，餌の量および年令などによって違い，したがって L_n と L_{n+1} との物理的な時間間隔は不定である。ただし，これも一種の定差図法であることには違いないので，ここでは「Hiatt の定差図法」と呼ぶことにする。

Hiatt の定差図の数式化

第1図はこの方法を示す模式図である。ここに用いる長さは一定の方法で正確に測定し得る部分ならどこでもよい。すでに述べたように，この定差図上の点は直線をなし，したがってその方程式は，

$$L_{n+1}=aL_n+b \qquad (1)$$

で表わされる。ただし，L_n は第（n）令，または脱皮前における長さ，L_{n+1} は第（n+1）令，または脱皮後における長さであり，aとbとは常数である。この式は次のように変形することによって，長さを令期（n）の函数として表わすことが出来る。すなわち，(1)式から，

$$L_1=aL_0+b,$$

$$L_2=aL_1+b=a^2L_0+ab+b,$$

$$L_3=aL_2+b=a^3L_0+a^2b+ab+b,$$

$$\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots$$

$$L_n=aL_{n-1}+b=a^nL_0+a^{n-1}b+\cdots\cdots+b$$

$$=a^nL_0+b\frac{1-a^n}{1-a}, \text{ ただし，} a\neq 1,$$

$$=a^nL_0+B(1-a^n), \text{ ただし } B=\frac{b}{1-a},$$

$$=a^n(L_0-B)+B.$$

ここで，

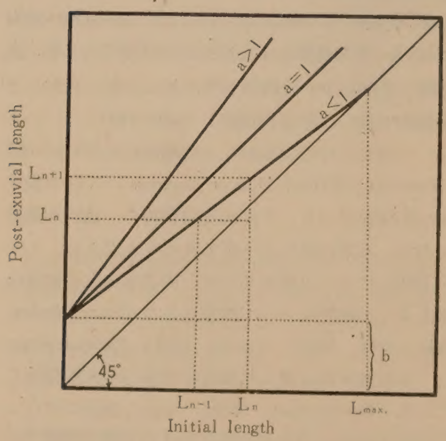


Fig. 1. Diagrammatic illustration of the graphic method employed in the present paper for the description of growth in Crustacea.

$$A=L_0-B=\frac{L_1-b}{a}-\frac{b}{1-a}$$

とおいて,

$$L_n=A\cdot a^n+B \qquad (2)$$

が得られる。A，B は常数である。A は上記の通り L_1 を含むが，幼生期の変態は体の大きさと最も密接な関係にあり，最小成体型の大きさはそれ以前の幼生期における大きさとは無関係に一定となる傾向が見られるから (MacKay & Weymouth, 1935 ; Broad, 1957) L_1 は種ないしは群によって決った大きさをもつと考えられ，したがってAもある決った値をもつと見做し得る。またBはこの直線と原点を通る 45° 線との交点の $L_n(=L_{n+1})$ の値に等しく（ただし，$a\neq1$），$a<1$ の場合にはその種ないしは群が究極的に達し得る長さ（最終長，L_∞）に一致する。なぜなら，(2)式において $n\to\infty$ とすれば，$a^n\to0$，したがって $L_\infty=B$，となるからである。もし，$a=1$，の場合には(2)式はもっと簡単になる。すなわち，

$$L_n=L_0+nb=L_1+(n-1)b \qquad (2')$$

である。この式は先に述べた伊藤(1953)による成長式に一致する。また(2)式において $B=0$（したがって，$b=0$）の場合には先に述べた Dyar の法則と（したがってまた Brooks の法則とも）本質的には同じ式となる。いろいろな甲殻類に関する資料から計算して見ると，後で述べるように，性成熟に達するまでの成長に関しては b の値は多くの場合 0 に近い。しかし常に 0 に等しいという保証は何もない。また性成熟に達した後の成長に関しては b は多くの場合明らかに 0 ではない。

第 1 図の直線はまた次のように表わすことが出来る。

$$L_{n+1}-L_n=a(L_n-L_{n-1}) \qquad (3)$$

すなわち，相次ぐ脱皮時における成長量が a を公比とする等比級数をなす。したがって a は脱皮毎に成長量が変化する割合を表わすもので，ここでは成長係数（Growth coefficient）と呼ぶことにする。この成長係数の値によって，甲殻類の成長は 3 型に大別出来る。すなわち，$a>1$ の場合には成長量は脱皮毎に大きくなり，$a<1$ の場合には逆に小さくなる。前者の成長を進行性等比成長（Progressive geometric growth, 以下 PG と略す)，後者の成長を退行性等比成長 (Retrogressive geometric growth, 以下 RG と略す）と名付けることが出来る。また $a=1$ の場合には 1 回の脱皮による成長量は大きさに無関係に一定となる。すなわち等差成長 (Arithmetic growth，以下 AG と略す) である。また b は直線と縦軸との交点の L_{n+1} の値で普通成長量の大きさに関係がある。

甲殻類の成長様式はそれが Hiatt の定差図で直線をなす限り，a，b および L_1 の値によって決まる。これら三つの値をここでは成長指数と呼ぶことにする。この内 a と b とは定差図から計算して求めることが出来るが，L_1 は直接第 1 令の大きさを実測して求めなければならない。ただし L_1 の具体的な内容は必ずしも常に同じではない。それはひとつの直線で表わし得る成長が始まる大きさである。したがって成長に変曲点がある場合にはその変曲点の L_n の値がその後の成長に関する L_1 であり，変曲点の令期がその後の成長における第 1 令となる。この場合の L_1 は変曲点の前後における成長を表わす直線の交点の L_n の値として計算出来るので実測の必要はない。すなわち，a，b および a′，b′ をそれぞれある変曲点の前および後に関する成長指数とすれば，$L_n(=L_1)=\dfrac{b'-b}{a-a'}$ である。Anomura や Brachyura の幼生期は普通その外部形態が成体といちじるしく違うために，その成長を成体の成長と同一定差図上に表わすことは困難である。したがって実測によって求めなければならない L_1 は外部形態的に変態を完了した第 1 期 post-larva である，その後性成熟に達するまでの成長は多くの場合後述のようにひとつの直線で表わすことが出来る。Natantia (Penaeidae を除く）や Astacura で幼生が比較的後期の発生段階で孵出する種類（例えば *Pandalus* および *Homarus*）では，幼生期と成体期の成長は同一定差図上に表わすことが出来，したがって実測によって求めなければならない L_1 は孵出直後の大きさである。勿論，この場合でも成体期の成長だけを問題とする場合には，第 1 期 post-larva（若年期の L_1）を実測しても差支えない。何れにしても L_1 の実測に用いる材料は普通には外部形態の特徴によって間違いなくその令期を査定することが出来る。

なお，(1)式から，

$$\frac{L_{n+1}}{L_n}=a+\frac{b}{L_n} \tag{4}$$

また(3)式から，

$$\frac{L_{n+1}-L_n}{L_n}=a\left(1-\frac{L_{n-1}}{L_n}\right)=a+\frac{b}{L_n}-1 \tag{5}$$

を得る　これらの式は，その甲殻類の成長が Hiatt の定差図法で直線をなす限り，成長比も成長率もともに常に大型個体ほど小さくなることを示す。したがって，従来しばしば行なわれたように，違った大きさの個体の成長率や成長比から平均値を求めることは誤りである。

(2)式を対数式に変えると，

$$\log|L_n-B|=\log|A|+n\cdot\log a \tag{6}^*$$

を得る。したがって令期 (n) に対して $|L_n-B|$ の対数をプロットすると直線が得られる。また，a=1，の場合には(2′)式から知られるように，令期に対する L_n の回帰が直線をなす。

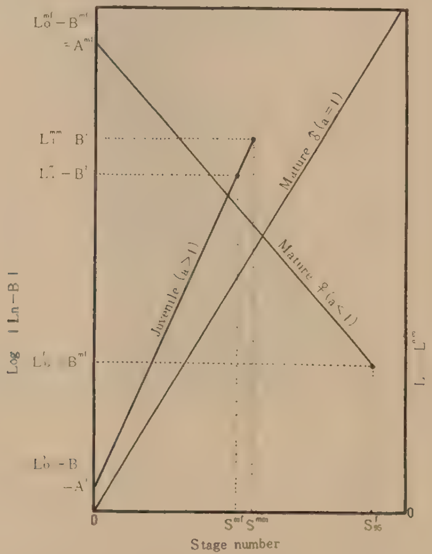


Fig. 2. A diagram showing the length-at-stage growth in a hypothetical crustacean in which juveniles show PG-, mature males AG-. and mature females RG-type growth.

第2図は若年期には PG 型，成熟雄は AG 型，成熟雌は RG 型の成長をする仮想的甲殻類について，令期と長さとの関係を示す模式図である　ただし，縦座標は，等比成長(PG と RG)には左側(対数)を，等差成長には右側(整数)を用いる　図中，記号の右肩の j， mm および mf はそれぞれ若年期，成熟雄および成熟雌を意味する．L_{95} は L_∞ の 95% の長さで仮に想定した　S^{mm} および S^{mf} はそれぞれ雄および雌の生物学的最小型の令期数，S_{95} は L_{95} に対する令期数で大体寿命と考えることが出来る　なお，成熟期の令期数は S^{mm} または S^{mf} をそれぞれ第1令として新たに数え直す．この図は以後「L-S diagram」と呼ぶことにする　この diagram の作図に必要な数値は若年期，成熟雄および雌に関する a，b および L_1 である．

* L_n-B および A は共に，$a>1$ で正，$a<1$ で負となるので，絶対値を用いることによって両方の場合に適用し得る式が得られる。

実例による検討

OSTRACODA

(1) *Cyprinotus* sp.*

資料は筆者自身による。1959年夏に当水産研究所内の用水桶に自然繁殖していた個体を採集し，その後実験室内で主に緑藻を餌として繁殖させた材料を用いた。測定に用いた材料は，孵出直後から1尾宛小型のシャーレに収容し，15.9～17.3(平均16.4)℃に調節した温度で飼育した個体である。第1表は孵出後の各令における平均殻長を示す。この資料にもとずいて定差図を画き第3図を得た。

Table 1. Mean shell lengths in each stage of *Cyprinotus* sp. reared in the laboratory at 16.4℃

Stage	Mean lengths in mm. ± standard deviation	Number of animals measured
1	.240 ± .004	6
2	.289 ± .002	5
3	.368 ± .019	7
4	.453 ± .033	9
5	.607 ± .041	9
6	.808 ± .060	12
7	1.098 ± .049	8
8	1.335 ± .045	7

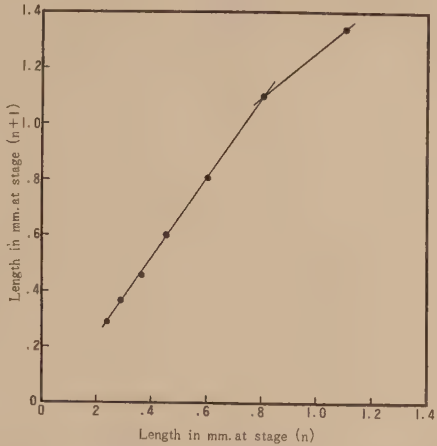


Fig. 3. Growth in shell length of *Cyprinotus* sp. reared in the laboratory at 16.4℃.

Cyprinotus sp. は，実験室内で飼育した限りでは，単為生殖を行ない，上記の飼育水温においては，生殖巣の成熟は第7令に始まり，第8令に産卵する。（産卵後間もなく死亡し，第9令以後は得られなかった。）したがって，第3図における変曲点 (L_6，L_7) は明らかに性成熟と関係があると考えられる。そして，この点を境として，*Cyprinotus* sp. の成長は若年期と成熟期とに分けることが出来る。

最小自乗法によって求めた成長指数値は下記の通りである。（以後特に明記しないが，指数値 −a，b− の

Values of growth *parameters* in *Cyprinotus* sp.

Juvenile phase			Mature phase				
a	b	Growth type	a	b	L1 (mm)	L∞ (mm)	Growth type
1.4213	− .0510	PG	.8198	.4354	.809	2.416	RG

決定は常に最小自乗法によった。）若年期の成長は強い PG−型，成熟期の成長は明らかに RG−型である。最終長 (L∞) の計算値は実際に観察された最大個体の殻長 (1,620mm) より可成り大きい。その理由は確かには判らない。

なお，飼育水温が違うと，成長指数の値にも多少違いを生ずることを示す資料も得られたが，この問題については，また別の機会に報告したいと思う。

---

* 査定には北海道大学，森谷清樹氏の労をわずらわしたことを記して謝意を表する。

COPEPODA

(2) Nauplius

花岡(1944)は Copepoda nauplius の脱皮，成長に関する報告の中で，第1表と第5図附表とに31種について，各 stage の体長，触角長等を掲げている。この資料にもとずいて体長の成長を定差図に画くと，いく

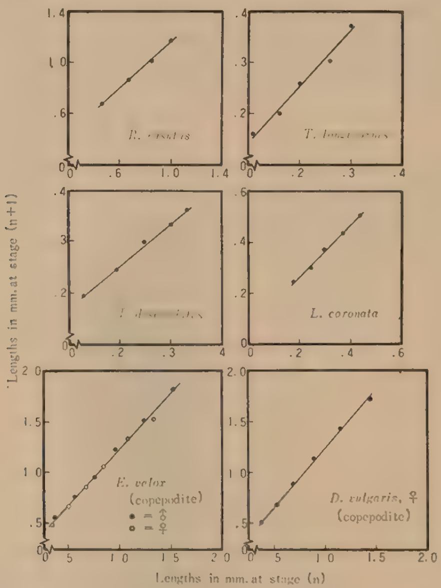


Fig. 4. Growth in body length of copepod nauplii which were included in the first group by Hanaoka. Data from Hanaoka (花岡), 1944.

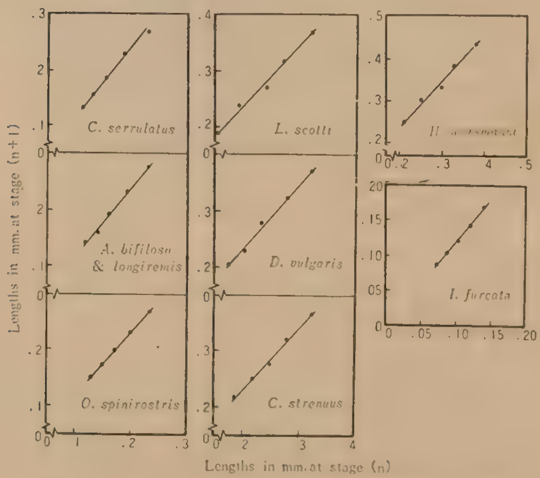


Fig. 5. Growth in body length of copepod nauplii which were included in the second group by Hanaoka. Data from Hanaoka (花岡), 1944.

つかの種類では明らかに直線関係が認められた。第4図と第5図とはその例を示す。（ここに示した以外の種類では直線関係は不明瞭か，または明らかに直線をなさない。）この内，第4図に掲げた6種の成長は花岡によれば第1群 ($B=bS^a$) に属し，第5図に掲げた8種の成長は第2群 ($B=\beta e^{\alpha S}$，すなわち Brooks の法則）に属する。すなわち，花岡がその成長型によって分けた二群のどちらに属する種類の内にも定差図が直線をなす例がある。定差図から導いた成長式 ($L_n=A\cdot a^n+B$) はその右辺の第2項が0の（すなわち，$B(=b/1-a)=0$，したがって定差図上の直線は原点を通る）場合には，Brooks の式と基本的には同じものになることはすでに述べた。したがって花岡の第2群に属する種類の内には，少くとも近似的には，どちらの方法でも適用出来る例が含まれていても不思議ではない。しかし，第1群の成長式は定差図から導いた成長式とは全く異質のものである。したがって，第1群に属する種類の内にも，定差図が直線をなす例がある理由は今の所明らかでない。またどちらの群にも，定差図が直線をなさない種類があるが，それらが，ここに掲げた種類とどのような生態的あるいは生理的違いがあるのかも，詳しくは判らない。

ともかく，定差図が直線をなす例について計算した成長指数値は下記の通りである。

Values of growth parameters in copepod nauplii.

Grouping by Hanaoka (1944)	Species	a	b	Growth type	Observer
I	*Rhincalanus nasutus*	.7165	.3869	RG	Gurney
	Temora longicornis	1.0821	.0351	PG	Oberg
	Tortunus discaudatus	.8207	.0890	RG	Johnson
	Longipedia coronata	1.0175	.0603	AG	Nicholls
	Diaptomus vulgaris (Copepodite stage, ♀)	1.1336	.1123	PG	Gurney
	Eurytemora velox (Copepodite stage) ♂	1.0345	.1686	AG	Gurney
	Eurytemora velox (Copepodite stage) ♀	1.0972	.1546	PG	Gurney
II	*Longipedia scotti*	1.0406	.0345	AG	Nicholls
	Cyclops serrulatus	1.1810	.0016	PG	Hanaoka (花岡)
	Acartia bifilosa & *A. longiremis*	1.2471	−.0107	PG	Oberg
	Idya furcata	1.1965	−.0019	PG	Hanaoka (花岡)
	Diaptomus vulgaris	1.1317	.0071	PG	Gurney
	Oithona spinirostris	1.1545	.0001	PG	Gibbons, Ogilvie
	Heterocope weismanni	1.0773	.0222	PG	Elster
	Cyclops strenuus	1.0873	.0131	PG	Hanaoka (花岡)

一般的に言って，第1群では成長係数の小さい種が多く，RG，ないし AG 型であるのに対して，第2群に属する種では成長係数が大きく，PG 型を示す例が多い。このような違いは，花岡が述べているように，前者は沖合あるいは表層性であるのに対して，後者は沿岸ないしは底棲性である，という生態的な違いを反映しているのかも知れない。

MYSIDACEA

(3) *Neomysis japonica.*

石川・大島(1951)は *N. japonica* の生活史に関する研究において，成長を推定するために次のような資料を集めた。第1は実験室で飼育した個体の1回の脱皮による成長量で，彼等の第6表に掲げられている。ただし春から秋にかけての世代に関するもので，採集後3日以内に脱皮した個体の記録だけを用い，しかも，0.05mm 間隔でまとめた group の中で最大の成長を示した例を用いた。第2は自然採集した個体の頻度分布で相次ぐ modes はそれぞれ相次ぐ令期における胸甲長の大きさを表わすものと見做され，世代別に彼等

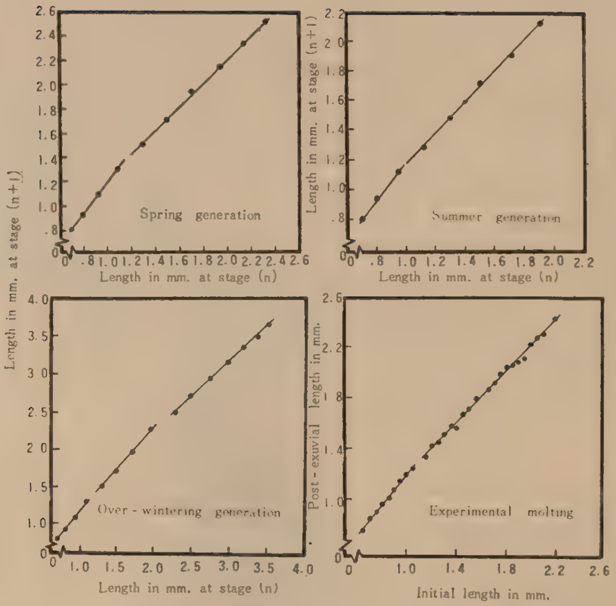


Fig. 6. Growth in carapace length of *Neomysis japonica*.
Data from Ishikawa & Oshima(石川・大島), 1951.

の第8表，A-C に掲げられている。

第6図はこれらの資料にもとずいて画いた定差図である。頻度分布から推定した成長も，実験室で飼育した個体の成長も共に直線で表わされることは一見して明らかである。

第6図に見られるように定差図には普通1～2の変曲点がある。これは恐らく甲殻類の成長が生活史の全体を通じて一様ではないことによるものと思われる。第6図では A-D に共通して L_n≒1.1mm にひとつの変曲点が認められる。その大きさが飼育実験による資料でも頻度分布から得た資料でも同様である点が注目される。すなわち，哺育嚢を離れて独立生活に入ってから第3回までの脱皮とそれ以後の脱皮とでは成長様式が違うことを示している。石川・大島ははっきりした生物学的理由が不明なまま生活史を分けることには疑問があると述べているが，逆に変曲点の存在が動物の生理的変化を暗示している可能性も考えられる。Natantia の場合でも外部形態が幼生期から成体型に移るときに成長にも変曲点が見られる例がある（第15図参照）。恐らく *N. japonica* における変曲点の存在も，独立生活に入ってから第3回脱皮を終えるまでは成長様式の点ではまだ幼生期であることを示しているのではないだろうか。また越年世代では 1.9～2.0 mm にも第2の変曲点が認められるが，石川・大島によれば，これはこの世代が性成熟に達する大きさに大体一致する。したがってこの点から上の直線は，11～12月に発生した越年世代の翌年2～3月以降，成熟期における成長を表わしていると考えられる。すなわち，越年世代の生活史は成長の面では幼生期，若年期および成熟期に分けられる。当年世代の成長には幼生期と成熟期（あるいは，このような場合には若年期と成熟期との両方を含めて，成体期と呼ぶのが適当かも知れない。）しかない。恐らく世代の期間が短かいためであろう。

成長指数値の計算結果は次頁の通りである。幼生期および越年世代の若年期における成長は明らかに PG 型である。脱皮毎の成長量は令期が進むにつれて増大する。それに対して成熟期の成長は越年世代を除いて大体において AG 型である。成長量は令期とは無関係に一定である。越年世代の成熟期における成長は明らかに RG 型で，脱皮毎の成長量は成熟期の L_1 (1.729mm) において最大となりその後漸減する。石川・大

Values of growth parameters in *Neomysis japonica*.

Generation	Larval phase			Juvenile phase				Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type	a	b	L_1 (mm)	$L\infty$ (mm)	Growth type
Yearing (spring)	1.2595	-.0768	PG	—	—	—	—	.9791	.2378	1.122	—	AG
Yearing(summer)	1.2644	-.0776	PG	—	—	—	—	1.0454	.1350	.971	—	AG
Over-wintering	1.2595	-.0768	PG	1.2067	-.0889	1.094*	PG	.9404	.3714	1.729	5.3	RG
Exp. molting	1.1767	.0020	PG	—	—	—	—	1.0038	.1922	1.100	—	AG

* 幼生期と若年期の直線の交点は負となる。指数値が實際と違うためか，または，成長に斷続が見られるためであろう。一応第4令の甲長としておく。

島は胸甲長（または令期）に対して成長量を plot することによって単一の極大値をもつ山型の曲線を画いている。ただし実測値に対して曲線をあてはめた方法については「平均化して……」と述べられているだけで明らかでない。しかし，この方法では上記 a の値から知られるように，越年世代では確かに成熟期の L_1 に単一の極大値をもつ山型曲線が得られるが，春世代では極大値の位置はあまり明瞭でないと思われるし，夏世代および飼育実験から得た資料では抛物線状となって山型を示さないはずである。

越年世代については成熟期の a，b の値からそれが究極的に達し得る大きさ ($L\infty$) を計算出来る。すなわち，$L\infty=\frac{b}{1-a}=5.3$mm である。実際に石川・大島によって自然採集された越年世代の最大型は雌雄とも 4.1mm と述べられているから，計算値とは可成り差がある。大型個体は何かの理由で採集されなかったか，あるいは最終長 ($L\infty$) まで達しない内に外敵その他の障害によって死滅するか，その何れかであろうと想像される。

(4) *Gastrosaccus vulgaris* Nakazawa

Matsudaira et al (1952) は *G. vulgaris* の生活史に関する報告の中で，石川・大島 (1951) が用いた方法をそのまま踏襲して成長を推定している。掲げられている資料は矢張り実験室で飼育した個体の1回の脱皮による成長量（彼等の第6表）と自然採集した個体の頻度分布の modes（彼等の第7表）である。これらの資料にもとずいて定差図を画き，第7図が得られた。直線関係は明らかである。頻度分布から推定した各世代の成長および飼育した個体の成長に共通して 1.0～1.1mm にひとつの変曲点が認められる。この変曲点は *N. japonica* の場合と同様，幼生期から成体期への成長様式の変化を示していると考えられる。指数値の計算結果は次の通りである。幼生期の成長がどの世代でも可成り強い PG 型であるのに対して，成熟期の

Values of growth parameters in *Gastrosaccus vulgaris*.

Generation	Larval phase			Mature (adult) phase			
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
Spring	1.2761	— .0714	PG	.9942	.2135	1.011	AG
Summer	1.4318	— .2032	PG	.9675	.2609	1.000	AG
Autumn	1.3705	— .1504	PG	.9862	.2303	.991	AG
Winter	1.6000	— .3500	PG	.9928	.2203	.906	AG
Exp. molt.	1.2642	— .1051	PG*	.9930	.1780	1.044	AG

成長は大体において AG 型であると見做し得る。成長係数 (a) の値はどの資料でも1より小さいがしかし極めて1に近い。飼育個体に関する記録は Matsudaira et al が abnormal としている例も計算に入れたにもかかわらず，成長係数 (a) の値は頻度分布による資料からの計算値とほとんど差がない点が注目される。このことはもし飼育実験による資料しか利用出来ない場合でも，この方法によってその甲殻類の成長型を正しく推定し得る可能性を示す。成長に関して得られた資料の中から abnormal な例を normal な例から識別することは多くの場合困難であり，厳密には不可能であることを考がえれば，定差図法のもつこのような

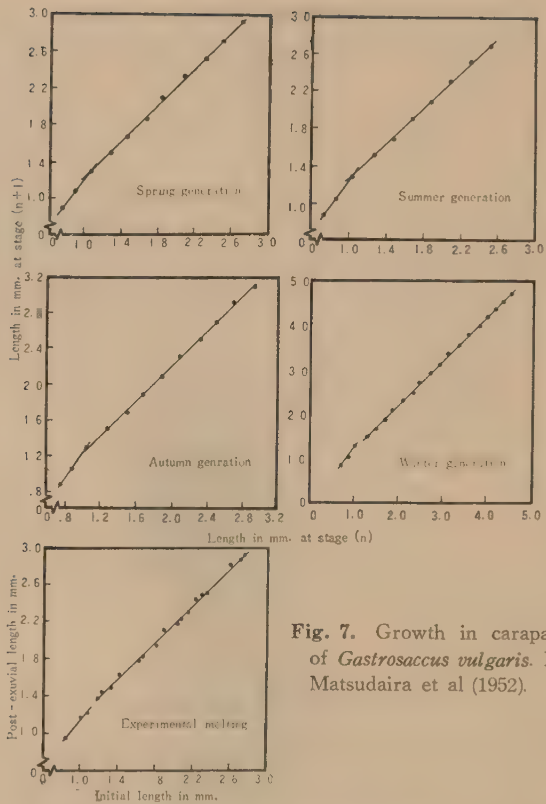


Fig. 7. Growth in carapace length of *Gastrosaccus vulgaris*. Data from Matsudaira et al (1952).

性質は特に重要である。ただし，Matsudaira et al の第８図から明らかなように，実験室で飼育した個体の実際の成長量は頻度分布の mode から推定されるよりも小さい例が多いことは確かで，その点は指数 b の値の差として表わされる。

また，成長係数 (a) の値には季節的な違いのあることが注目される すなわち，夏・秋世代で低く，冬・春世代で高い。これは恐らく水温の季節的変化に支配されているものと思われる Matsudaira et al の第６図によれば夏・秋における水温は17～25℃であるのに対して，冬・春の水温は６～11℃である。

ISOPODA

(5) *Ligia oceanica*

資料は Nicholls (1931) から得た。材料は実験室で飼育した雌雄各一尾である 測定は体長と体幅とについて行なわれ，哺育嚢を出た直後と雄の第２～９令，第15～17令および第20令，雌の第２～９令の大きさが彼の第６表に掲げられている 第８図はこの資料にもとずいて体長の成長を表わした定差図である 雄の後期の成長が初期成長の直線の延長より下方に偏よっているのは，あるいはこの間に変曲点があるためかも知れない。しかし雄が性成熟に達する大きさは述べられていないし，途中の測定が欠けているため確かなことは判らない。抱卵雌の最小型は 19.0mm とされているので雄の生物学的最小型も大体その大きさとすれば，大型個体の成長が悪いのはあるいは長期間（15.0mm に達するまでに約８カ月を要した）飼育したことによるのかも知れない いずれにしても，Nicholls の資料からは若年期の成長しか判らない 指数値の計算結果は下記の通りで，雌雄による差はいちじるしくない。

Values of growth parameters in juvenile phase of *Ligia oceanica*.

Sex	a	b	Growth type
♂	1.2063	—.3900	PG
♀	1.1522	—.0333	PG

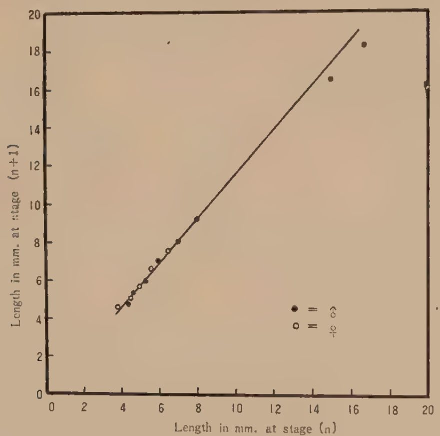


Fig. 8. Growth in body length of *Ligia oceanica*. Data from Nicholls (1931).

(6) *Porcellio scabar Latreille*, ワラジムシ。

資料は筆者自身による。1960年4～5月に当水研内で採集した個体を実験室内で飼育し，脱皮させた個体の記録である。餌は主にバレイショを用いた。測定部位は頭幅（両眼外縁間の長さ）で，接眼ミクロメーターによって測定した。

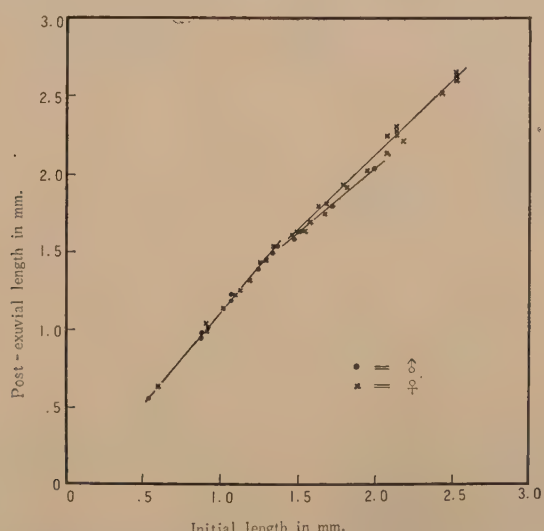


Fig. 9. Growth in head width of *Porcellio scabar*.

第9図はこの資料にもとずいてワラジムシの成長を表わした定差図である　変曲点は $L_n=1.2$mm 附近に認められる。抱卵雌の最小個体は，今まで観察した限りでは，頭幅 1.46mm である　しかし，卵巣の成熟過程はそれ以前から始まるはずであるから，第8図の変曲点は恐らく性成熟の開始に大体一致するものと考えられる。

成長指数値の計算結果は下記の通りである。若年期の成長は弱いPG型であり，成熟期の成長は雄では明らかに RG 型，雌ではむしろ AG 型である。雄の最終長の推定値は実際に観察された最大個体の頭幅 (2,408mm) より多少小さいが，大体において正しい。

Values of growth parameters in *Porcellio scabar*.

Sex	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	$L\infty$ (mm)	Growth type
♂	1.1733	— .0584	PG	.8251	.3897	1.261	2.228	RG
♀				.9807	.1595	1.131	—	AG

成熟期における成長係数が雄よりも雌においてむしろ高い値を示すことは興味がある　なぜなら，この報告で扱った限りでは，普通はこの逆が真だからである　すなわち，成長係数は，多くの場合，雄で高く雌で低い。もし若年期から成熟期への成長様式の変化が，全く生殖巣の成熟だけによるものとすれば，卵は精よりも多くの栄養を必要とするから，成熟期の成長係数は常に雌の方が雄よりも低い値を示すはずである　第8図に見られたように，雌が雄よりも高い成長係数をもつことは，生殖巣の成熟過程の開始と同時期に変化する何か別の機構が，成長様式の決定に関与している可能性を示している。

AMPHIPODA

(7) *Gammarus chevreuxi*

資料は Sexton (1924) による。彼の報告には大きさは明示されていないが，その図版 XVI に First Gnathopod の前節 (hand) が令期別に画かれている。図の倍率はすべて97倍とされているのでこの図から各令期における大きさを知ることが出来る　Gnathopod をえらんだ理由はこの図が比較的正確に測定し易いためである　第2表は Sexton の図によって測定した長さを97で除して得られた各令における前節の長

Table 2. Length in mm. of hand of the first gnathopod of *G. chevreuxi*. (From Plate XVI of Sexton, 1924)

Stage	Male	Female
1	.103	
2	.113	
3	.131	
4	.175	
5	.232	
6	.278	
7	.371	.328
8	.510	.368
9	.526	—
10	.709	—

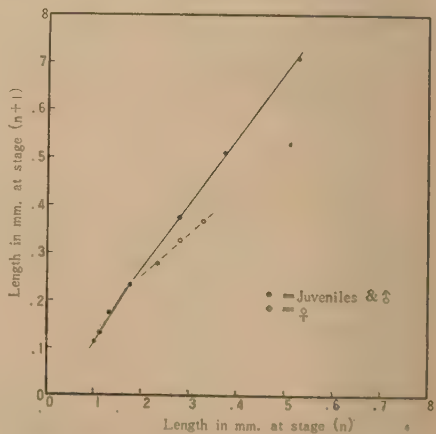


Fig. 10. Growth in the length of hand of the first gnathopod of *Gammarus chevreuxi*. Data from Sexton (1924).

さを示す。この資料にもとずいて定差図を画き第10図を得た。

Sexton によれば雌雄の外部形態的な差違は第6令に始めて現われ，雌雄とも第8令で性成熟に達する。したがって，第9図の変曲点から下および上の直線はそれぞれ若年期および成熟期の成長を表わすものと見做し得る。雄の点 (L_8，L_9) は成熟期の直線からいちじるしく下方に偏よっている。その理由は Sexton の報告だけからは明らかでない。あるいは性成熟と関係があるのかも知れないが，雄の性成熟は成長にこれほど顕著な影響をおよぼさないのが普通である。また，この点は大体成熟雌の直線の延長上にあることが注目される。

指数値の計算結果は下記の通りである。ただし雄の点 (L_8，L_9) は計算から除いた。若年期および雄の成

Values of growth parameters in *Gammarus chevreuxi*.

Sex	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L_∞ (mm)	Growth type
♂	1.6464	—.0521	PG	1.4030	—.0239	.116	—	PG
♀				.9052	.0723	.168	.763	RG

熟期における成長はともに非常に強い PG 型であるのに対して，雌の成熟期における成長は明らかに RG 型である。したがってその最終長 (L_∞) は 0.763mm と推定される。Sexton の図版 XIX，第44図に孵出後679日経って完全に成長し切ったと思われる老大雌の First Gnathopod の前節が画かれている。図の長さと倍率とから計算した実際の長さは 0.639mm である。上記推定値とは多少差が見られるが長期の飼育による成長の悪化という点を考慮すれば推定値は大体において正しいと考えられる。

(8) *Pseudoprotella phasma* Montagu var. *typica* (Caprellidae)

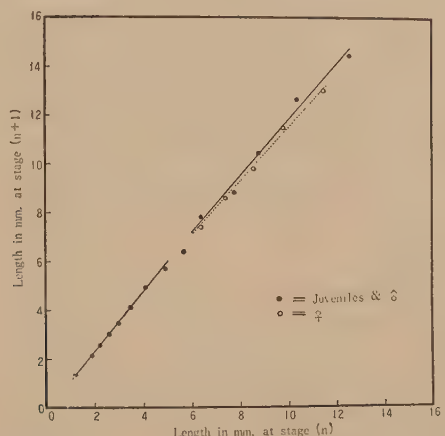


Fig. 11. Growth in body length of *Pseudoprotella phasma*. Data from Harrison (1940).

資料は Harrison (1940) による。第1～17令（ただし第3令を欠く）における体長および体各部の測定結果が彼の第2表に掲げられている。多くは20～50尾の平均値である。この内体長に関する測定記録にもとずいて定差図を画き第11図を得た。初期成長は極めてよく直線で表わされる。後期には個体変異が大きいためか点のばらつきも大きい。指数値の計算結果は下記の通りである。若年期も成熟期もともに PG 型の成長が

Values of growth parameters in *Pseudoprotella phasma*.

Sex	Juvenile phase			Mature phase			
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
♂	1.2166	− .1085	PG	1.1220	.4781	6.20	PG
♀				1.1121	.3798	4.67	PG

見られるが，成熟期の L_1 は雌雄によって明らかに違う。これらの大きさは雌では第9～10令，雄では第12令に相当する。Harrison によれば性成熟に達する大きさは不明であるが雌の哺育嚢は第13令に出来る。哺育嚢の形成は恐らく産卵直前の脱皮においてであると考えられるので，雌の成熟過程はそれ以前，恐らく第10図における変曲点（第9～10令）の頃から始まるのではないかと想像される。雄の性成熟は恐らく雌よりも多少遅れて第12令頃から始まるのであろう。

第11図から明らかなように *P. phasma* の成長は Hiatt の定差図法で表わし得る。しかし，Harrison 自身は体長の成長を Przibram の法則にあてはめている。すなわち彼の第1図に示されているように，体長の対数を令期に対して plot することによって直線を得ている。これは，上記の通り定差図法における b の値が0に近いためと考えられる。また対数目盛では体長が大きくなるほど多少の変異は図の上では目立たなくなるという効果もあると思う。

EUPHAUSIACEA

(9) *Thysanoessa inermis*

Lebour (1926) は Plymouth 近海で自然採集した *T. inermis* の幼生期について，主にその外部形態に見られる特徴を報告しているが，同時に各幼生期の大きさないしは大きさの範囲が示されている。第12図はその記録にもとずいて画いた定差図である。大きさの範囲が示されている場合には中央値をとった。4つの直線は左からそれぞれ Nauplius (Metanauplius を含む)，Calyptopis, Furcilia および Cyrtopia の各幼生期の成長を示す。直線関係は特に Nauplius と Furcilia とでは必ずしも良好でないが，これは幼生期の決定が脱皮ではなく外部形態にもとずいているためであろう。MacDonald (1927) の研究から明らかなように Euphausiidae の幼生期，特に Furcilia の脱皮と外部形態の変化との関係は自然においても不規則である。また Nauplius の場合には脱皮を伴なわない体の伸長が起ることも考えられる。第12図にもとずいて計算し

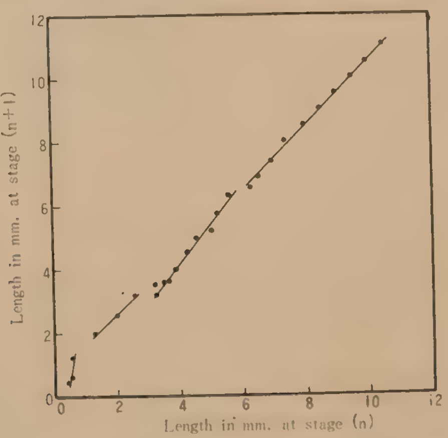


Fig. 12. Growth in body length of *Thysanoessa inermis*. Data from Lebour (1926).

た指数値は下記の通りであるが，前記のような理由から実際の成長とは必ずしも一致しないだろうと考えられる。

Values of growth parameters in *Thysanoessa inermis*.

Larval stage	a	b	Growth type
Nauplius	7.7356	−3.2684	PG
Calyptopis	.9169	.8107	RG
Furcilia	1.1778	− .5008	PG
Cyrtopia	1.0118	.3907	AG

DECAPODA, NATANTIA

(10) *Penaeus setiferus*

資料は Lindner & Anderson (1956) による標識放流実験の結果から得た。用いられた標識票は Petersen disk で，ピンで第1腹節を貫通して取付けた。全部で45,022尾放流し，放流後0～60日にわたって7,167尾を再捕した。放流時と再捕時とに体長測定が行なわれその記録は放流後の経過日数10日毎に，また放流水域および季節毎にまとめて彼等の第8表に詳細に掲げられている。第3表はこの資料にもとずいて，放流後20日以上経過して再捕された例について，放流時体長と再捕時の体長頻度分布およびその平均値の計算結果を示す。表中(　)内は1度も脱皮しなかったと思われる個体，《　》内は2度脱皮したと思われる個体の数を示す。放流後19日以内に再捕された例では再捕時の体長分布の mode は放流時とほとんど違わないので，大部分は1度も脱皮しなかったものと見做して除いた。

第13図は第3表に掲げた放流時体長と再捕時平均体長とをそれぞれ L_n および L_{n+1} (または L_{n+2}) とし

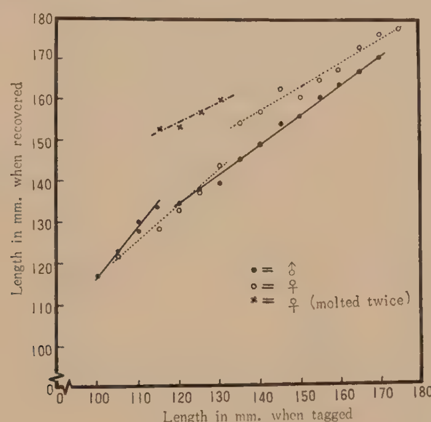


Fig. 13. Growth in body length of *Penaeus setiferus*. Data from Lindner & Anderson (1956).

て画いた定差図である。大体において直線関係が見られることは明らかである。しかし第13図は以下に述べるいくつかの点で実際の成長をあまりよく表わしていないと思われる。すなわち，次頁の指数値の計算結果に見られるように，第1に若年期の成長係数の値が雌と雄とでいちじるしく違い，雄の成長が PG 型であるのに対して雌の成長は明らかに RG 型である。若年期の成長にこれほど顕著な雌雄差が見られる例は外にはない。 Lindner & Anderson の報告では標識死亡率は小型個体ほど高いことが推定されているが，雌雄による違いについては何も述べられていないし，また標識による成長阻害の雌雄差を推定するための資料もの

Values of growth parameters in *Penaeus setiferus*.

	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L∞ (mm)	Growth type
First molting ♂	1.1980	− 3.2300	PG	.7469	44.235	105.22	174.77	RG
First molting ♀	.8234	35.0982	RG	.5559	79.812	169.15	179.72	RG
Second molting ♀	.5060	93.7400	RG	—	—	—	—	—

せられていない。第2の疑問点は成熟雌の L_1 の推定値が大きすぎることである。成熟し始めた卵巣をもつ雌の最小型は彼等の第27図から約 140mm と推定されるから計算値とは可成り差がある。第3に雌雄とも最終長（L∞）の推定値が実際より小さすぎることである。Lindner & Anderson によれば 200mm に達する個体は商業漁獲物中にごく普通に見られる。

再捕時の測定はフォルマリン固定標本によつたため尾部が強く屈曲しているので実際より小さい方に偏よっているだろうということは報告にも述べられている。この傾向は大型個体ほどいちじるしい。このようなことも指数値が実際と合わないひとつの理由であろうが，また次のような事柄も考慮しなければならない。すなわち，*P. setiferus* は生活史が短かいことである。4～9月に孵出した幼生は翌年同期には成体となり成熟して産卵し間もなく死亡する。長い個体でもせいぜい16ヵ月くらいしか生きていない。成長の大部分は孵化当年に行なわれる。したがって成長期における脱皮は同一個体でも頻繁に，また群全体としてはほとんど絶え間なく行なわれていると思われる。このような場合には標識放流による記録から Hiatt の定差図を画くこと自体，もともと無理なのであろう。あるいは Lindner & Anderson が試みているように Walford の定差図を応用する方が適当であるかも知れない。しかしそのために非常に繁雑な手数がかかり，かつ群としての成長が大体時間に比例して行なわれる期間についてしか適用出来ないという制約は避けられない。

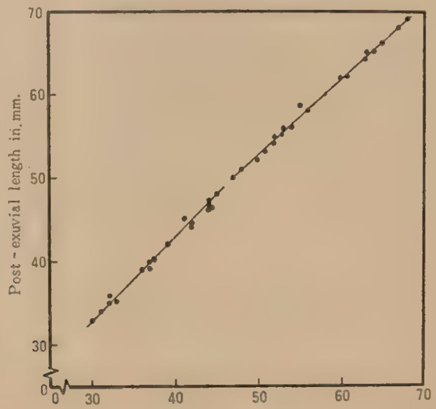


Fig. 14. Growth in body length of female *Crangon vulgaris*. Data from Lloyd & Young (1947).

なお，2回脱皮した個体に関する直線の係数（a′）は1回脱皮した個体に関する成長係数（a）よりも明らかに小さい。これは a<1 であるためで，理論的には，$a'=a^2$，である。なぜなら，

$$a'=\frac{L_{n+1}-L_n}{L_{n-1}-L_{n-2}}\ .$$

Table 3. Lengths of *Penaeus setiferus* at tagging and at recovery. (Londner & Anderson, 1956)

(A) All males combined, 20-49 days out.

Length in mm. at tagging	Length in mm. at recovery														Average
	110	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165	170	175	First molting
90	—	—	((1))	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
95	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	110.0
100	2	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	116.7
105	—	1	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	122.8
110	—	—	1	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	130.0
115	—	—	(3)	1	4	5	2	—	—	—	—	—	—	—	133.3
120	—	—	—	(5)	3	10	1	((2	2	1))	—	—	—	—	134.3
125	—	—	—	—	4	9	6	5	—	—	—	—	—	—	137.5
130	—	—	—	—	2	6	2	1	3	1	—	—	—	—	139.3
135	—	—	—	—	—	4	3	8	3	5	—	—	—	—	145.4
140	—	—	—	—	—	—	—	6	6	4	—	—	—	—	149.3
145	—	—	—	—	—	—	—	1	8	7	6	—	—	—	154.1
150	—	—	—	—	—	—	—	—	6	9	2	2	1	—	155.8
155	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	8	7	1	—	160.7
160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	10	1	—	163.7
165	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	8	—	167.0
170	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	170.8

(B) All females combined, 20–59 days out.

Length in mm. at tagging	Length in mm. at recovery																Average	
	110	115	120	125	130	135	140	145	150	155	160	165	170	175	180	185	1st molt.	2nd molt.
100	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	125.0	—
105	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	121.7	—
110	(1)	—	2	2	2	2	—	—	—	((1))	—	—	—	—	—	—	127.5	—
115	—	1	2	4	6	3	1	((2	2	1	1	1))	—	—	—	—	128.1	152.9
120	—	—	1	3	8	6	6	((1	1	2	1))	—	—	—	—	—	132.7	153.0
125	—	—	—	1	1	7	6	3	((1	5	3	1))	—	—	—	—	137.5	157.0
130	—	—	—	—	—	1	4	3	3	((1	5	1))	—	—	—	—	143.6	160.0
135	—	—	—	—	—	(1	4)	1	3	3	2	1	—	—	—	—	154.5	—
140	—	—	—	—	—	—	—	(6)	1	6	3	1	—	—	—	—	156.8	—
145	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	4	6	2	1	—	—	163.0	—
150	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	11	3	3	—	—	—	160.4	—
155	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	6	3	1	—	—	164.6	—
160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	4	1	—	—	167.1	—
165	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	5	1	1	173.6	—
170	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	3	—	176.1	—
175	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	177.5	—
180	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	180.0	—

Figures in single parenthesis represent the numbers of shrimp which had not molted, and in double parenthesis those molted twice.

しかるに(3)式から，

$$L_{n-1}-L_{n-2}=\frac{1}{a}(L_n-L_{n-1})$$

よって，

$$a'=\frac{L_{n+1}-L_n}{L_n-L_{n-1}}\cdot a=a^2 \text{ 。}$$

しかし，第13図においては，$a^2=.8234^2=.6780$，で a′の計算値（=.5060）とは可成り差がある。この点も第13図が実際の成長に一致しないことによるものであろう。

(11) *Crangon vulgaris*.

資料は Lloyd & Young (1947) によって行なわれた，実験室における飼育結果から得た。自然採集した個体を 12°C に保つた循環式水槽に収容し，餌は毎日 *Mytilus edulis* または *Cardium edule* の肉を与えた。その結果得られた39例（全部雌）の脱皮による成長の記録が彼等の第 1 表に個体別に掲げられている。第14図はその資料にもとずいて画いた定差図である。直線関係は明らかである。変曲点は不明瞭ではあるが 50mm 附近にひとつ認められる。雌の生物学的最小型は Lloyd & Young によれば 45mm (Channel 水域) ないし 50mm（Estuary 水域）であるからこの変曲点も明らかに性成熟と関係がある。指数値の計算結果は下記の通りである。Lloyd & Young によれば雌の最大型は 80mm 余りであるから計算値（78.65mm）は多少小さいが大体において正しい値が得られている。

Values of growth parameters in *Crangon vulgalis*.

Sex	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L_∞ (mm)	Growth type
♀	.9624	4.2195	AG	.9108	7.0122	54.18	78.65	RG

(12) *Pandalus kessleri* Czerniavski, ホッカイエビ.

Kurata (1955) は *P. kessleri* の変態に関する報告の中で孵化後第18令までの各令の大きさを，甲長を含む体各部について彼の第 4 表に掲げている。測定に用いた材料は孵化後ずつと実験室でイガイやエビ肉を餌として流水で飼育したものである。第15図はこの資料にもとずいて甲長の成長を表わした定差図である。変

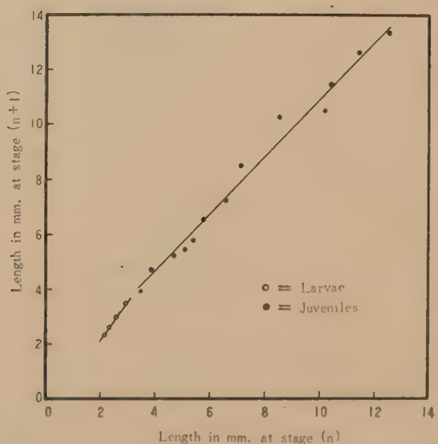


Fig. 15. Growth in carapace length of *Pandalus kessleri*. Data from Kurata (1955).

曲点の大きさ (L_n) は丁度第5令に相当する。この令期は外部形態の面では変態を完了した第1期 post-larva である。

P. kessleri は雄性先熟の雌雄同体を示すエビで成熟した精巣は体長 60mm (甲長約 17.7mm) くらいから見られるが，この大きさでは輸精管はまだ完成していない場合が多い (Aoto, 1952)。したがって第15図は幼生期と若年期の成長を表わしていると見做される。変曲点の存在は幼生期から成体期に移るときに成長に変化が起ることを示している。

指数値の計算結果は下記の通りである。幼生期の成長は明らかに PG 型であるが，若年期の成長はむしろ

Values of growth parameters in *Pandalus kessleri*.

Larval phase			Juvenile phase			
a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
1.3016	— .4420	PG	1.0530	.4127	3.44	PG

AG 型に近い。しかし同一個体を長期間（約8カ月）飼育しているので後期では特に成長が悪化したことも考えられ，成長係数 (a) の値は実際にはもっと大きいと想像される。また b の値は幼生期でも若年期でもともに比較的0に近い。令期に対して甲長の対数を plot した Kurata の第9図が近似的に直線を示しているのはそのためであろう。なお甲長と共に測定値が掲げられている他の部分（額角，第6腹節，尾節，およびいくつかの附属肢）の成長も定差図法で直線をなす。

P. kessleri の成長に関して注目されることは飼育水温は Kurata の第3表から知られるように令期によって1.5〜8.1℃から17.3〜21.2℃に至るまでの大きな変異があるにもかかわらず，定差図は大体直線をなすことである。このことは，1回の脱皮による成長量は水温とは無関係に一定の規則性にしたがっていることを示しているのかも知れない。すなわち水温の違いは専ら脱皮の頻度に影響し，1回の脱皮による成長量には影響しないように思われる。しかし，この問題については，もっと多くの資料を詳細に検討して見なければ，確かなことは言えない。

PALINURA

(13) *Panulirus japonicus* (*v. Siebold*), イセエビ.

資料は中村(1940)による。彼は水槽中に蓄養した個体の1回の脱皮による成長を128例について観察し，

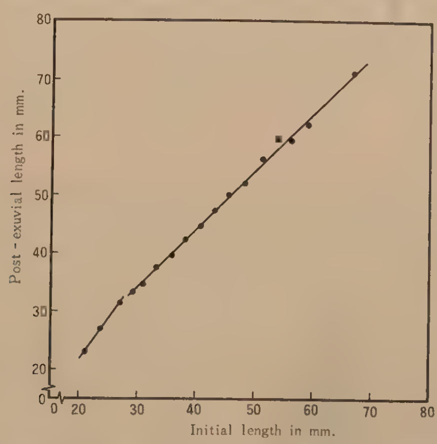


Fig. 16. Growth in carapace length of *Panulirus japonicus*. Data from Nakamura(中村), 1940.

脱皮の前後における甲長測定結果（性別は不明）を第3表に掲げている。この資料にもとずいて定差図を画き第16図を得た。26mm 附近にひとつの変曲点が認められる。中村によれば，雌の生物学的最小型は 38mm である。ただし，これは腹肢に卵附着糸を具えた個体の最小型であるから，卵巣の成熟過程はそれ以前から始まるものと推定され，第16図の変曲点は恐らく性成熟と関係があるものと考えられる。指数値の計算結果は下記の通りである。中村によれば大型個体は雄に多いが雌には少ないと述べているので成熟期の成長は恐らく雌雄によって違うだろうと想像されるが，成長の記録は雌雄別になっていないので検討出来ない。また若年期の b の値は小さすぎるように思われるが詳しいことは判らない。

Values of growth parameters in *Panulirus japonicus*.

Juvenile phase			Mature phase			
a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
1.4147	−6.6454	PG	.9958	4.2707	26.05	AG

(14) *Panulirus argus*.

資料の第1は Travis (1954) から得た。自然採集した個体に標識票を付けて大型のコンクリート水槽に収容し流水で飼育した個体の平均成長量である。餌は稚魚，イワシ，魚肉，二枚貝または砕いた牛肉で2日毎に与えた。

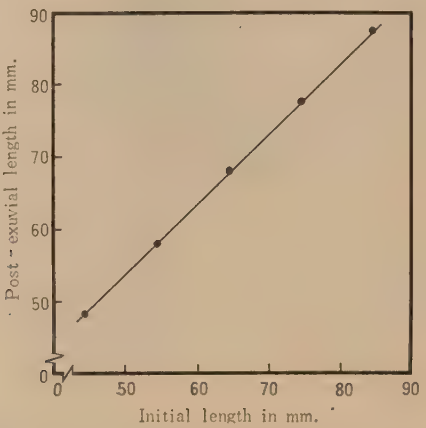


Fig. 17. Growth in carapace length of *Panulirus argus*. Data from Travis (1954).

測定記録は個体別でなく，脱皮前の甲長はそれぞれ 15〜70 尾が 10mm 間隔でまとめられているので，その中央値を L_n にとって定差図を画き第17図が得られた。直線関係は明らかである。指数値の計算結果は下記の通りである。Travis が述べているように，用いた材料はすべて性成熟前の個体であり，したがって第17図は *P. argus* の若年期の成長を表わしているが，成長係数の値から見るとむしろ AG 型に近いことが推定される。Travis は1回の脱皮による成長率（%）が小型個体の方が大型個体よりも大きいのは成長量が大きさによってあまり違わずむしろ小型個体ほど大きいことによると述べているが，そのこと自体は本質的な事柄ではない。それはたまたま Travis の扱った材料が上記の通り大体において AG 型（ないしは弱い RG

Values of growth parameters in juvenile phase of *Panulirus argus* (Travis, 1954)

a	b	Growth type
.9760	4.6080	AG

型）の成長をしているからにすぎない。仮りにPG型の成長をする場合，すなわち成長量が大型個体ほど大きい場合でも成長率は逆に小さくなることはすでに述べた通りである（(5)式参照)。

資料の第2は Sutcliffe (1957) から得た。実験室のコンクリート水槽で，流水で飼育した結果から，採集後1週間以内に脱皮した個体に関する記録が，成長率（%）を甲長に対して plot して彼の第4図に掲げられている。この資料から読み取った数値にもとずいて脱皮後の甲長を算出し，定差図に表わして第18図を得

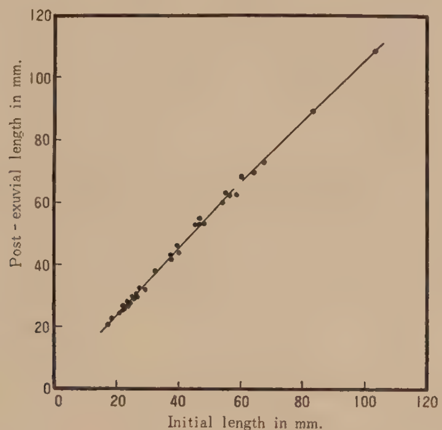


Fig. 18. Growth in carapace length of *Panulirus argus*. Data from Sutcliffe (1957).

た。変曲点は不明瞭ではあるが60mm附近にあるかのように見える。しかし，Sutcliffe によれば Bermuda 水域における生物学的最小型は約 90mm であるから，もし実際に 60mm に変曲点があるとしても性成熟とは関係させ難い。恐らく 60mm 以上の大型個体に関する観察記録が少ないために，たまたま変曲点があるかのような結果が得られたのではないかと思う。指数値の計算結果は下記の通りで，成長様式はむしろ AG 型（ないしは弱い PG 型）である。前記の Travis による結果と比較すると a の値は多少大きいが b の値は小さい。しかし，このような違いが見られる理由は明らかでない。あるいは， Travis の記録には採集後比較的長期間経って脱皮した例も含まれているためかも知れない。

Values of growth indices in juvenile phase of *Panulirus argus* (Sutcliffe, 1957)

a	b	Growth type
1.0732	1.8074	PG

ASTACURA

(15) *Homarus americanus*.

H. americanus の成長に関しては可成り多くの報告があるが，筆者が直接見ることが出来たものの内で利用出来るのは Templeman (1936) と Wilder (1953) の2篇だけである。Templeman は *H. americanus* の水域による生活史の違いに関する報告の中で，その第8図に Pointe du Chêne と Grand Manan とにおいて採集した個体の1回の脱皮による成長率(%)を雌雄別に掲げている。脱皮しかけた，または2，3日で脱皮しそうな個体を漁場で採集し竹カゴに収容して脱皮させ，その前後の大きさを測定した記録である。ただし Grand Manan では2～5カ月間池に蓄養した材料を用いている。また甲長の方が成長を表わすのに都合が良いことを認めながらも何かはつきり説明されていない理由によって彼の第8図では全長の成長率が示されている。そこで図から読み取った数値から脱皮後の全長を計算し，さらに Wilder (1953) が掲げている甲長と全長との関係式によって脱皮の前後の全長を甲長に換算した。第19図はその結果にもとずく定差図

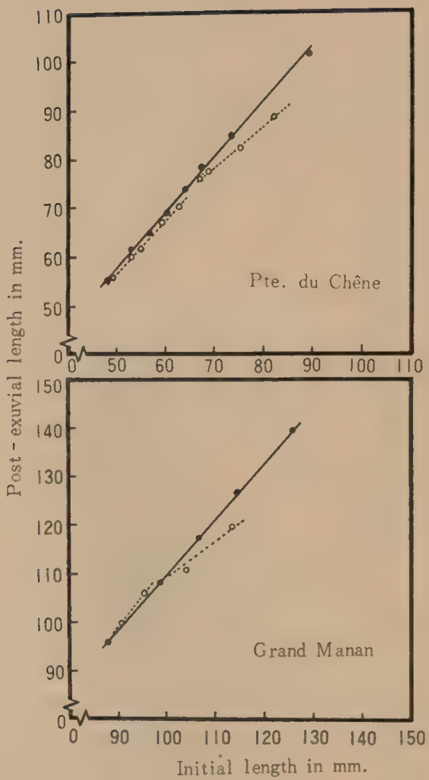


Fig. 19. Growth in carapace length of ***Homarus americanus***. Solid circles, males ; empty circles, females. Data from Templeman (1936).

である。直線関係は明らかである。両水域とも雌にはひとつの変曲点が認められるが雄の成長には変化が認められない。

指数値の計算結果は下記の通りである。両水域の成長様式の違いは雌における成熟期の L_1 の違いに最も

Values of growth parameters in *Homarus americanus* (Templeman, 1936)

Locality	Sex	Juvenile phase			Mature phase				
		a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L_∞ (mm)	Growth type
Pte. du Chêne	♂	1.1005	2.3460	PG	1.1005	2.3460	—	—	PG
	♀	1.0874	2.0810	PG	.8939	14.7749	65.602	139.29	RG
Grand Manan	♂	1.1531	− 5.7463	PG	1.1531	−5.7463	—	—	PG
	♀	1.2800	−16.868	PG	.8203	26.5075	94.356	147.52	RG

顕著に見られる。Templeman によれば雌の生物学的最小型は Pte. du Chêne では全長 180mm（甲長 61.3mm）であるのに対して Grand Manan では 340mm（甲長 119.6mm）とされているので，L_1 の違いは明らかに性成熟に達する大きさの違いを反映している。雌の最終甲長（L_∞）の計算値も，Pte. du Chêne では 139.3mm であるのに対して Grand Manan では 147.5mm で多少大きい。生物学的最小型および最終

長に見られる両水域の差は恐らく水温の違いによるものであろう。Templeman によれば Grand Manan における夏季の平均水温は Pte. du Chêne におけるよりも 5～8℃ も低い。Matsudaira et al (1953) によれば，*Gastrosaccus vulgaris* の生物学的最小型と最大型の大きさは夏世代では小さく冬世代で大きく，明らかに水温との逆相関が認められている。また *Panulirus argus* においても雌の性成熟に達する大きさには棲息水温との逆相関が認められた (Sutcliffe, 1957)。

Wilder (1953) は *H. americanus* の成長に関する報告の中で，第1～第4期幼生と，標識放流した成体との甲長測定結果を掲げている。幼生期の資料はプランクトン・ネットで自然採集した個体の平均甲長で，Templeman (1948) による結果と対比して彼の第3表に示されている。成体に対する標識は尾節 (telson) または尾肢 (uropods) に 5 mm 径の穴をあける方法を用いた。放流時期はその年の終漁期に近く，しかも脱皮期の前，すなわち6月がえらばれ，再捕は主に放流年の冬（約5カ月後）から翌年春（約1年後）にかけて行なわれた。再捕個体の 96.4%（2,331尾）はこの間に1回脱皮したものと認められ，それらの個体の放流時と再捕時の平均甲長が雌雄別，水域別に彼の第13表に掲げられている。第20図はこの資料にもとずく定差図である。どの水域でも変曲点は認められない。これは扱った材料の大きさが St. Lawlence 湾南部 (Tignish, Lismore) では 54.0～69.9mm, Grand Manan 水域 (Abbott's Horbour, Port Maitland, Grand Manan) では 71.5～84.2mm で，いずれも大体前記の生物学的最小型以下であるためと思われ，したがって第20図はすべて若年期の成長を表わしていると見做される。

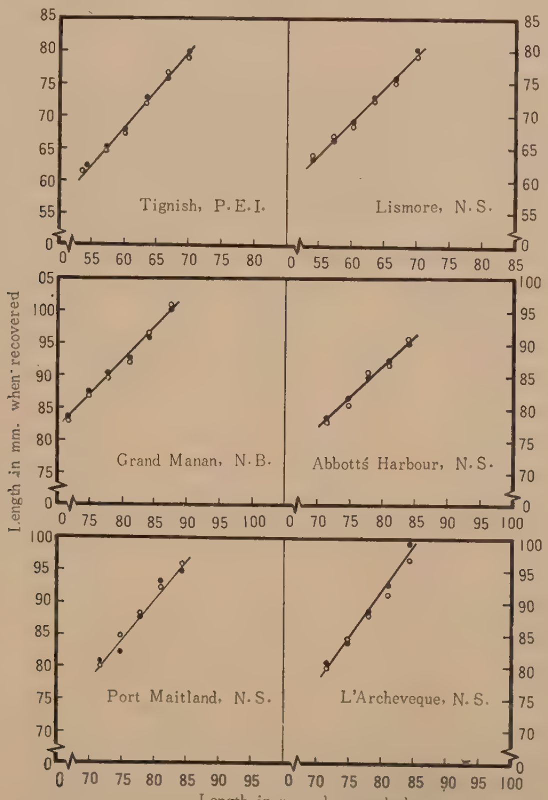


Fig. 20. Growth in carapace length of *Homarus americanus*. Solid circles, males; empty circles, females. Data from Wilder (1953).

指数値の計算結果は下記の通りである。Grand Manan と Abbott's Horbour とは雌雄ともaもbも互

Values of growth parameters in juvenile phase of *Homarus americanus*. (Wilder, 1953)

Locality	Sex	a	b	Growth type
Grand Manan	♂	1.0031	12.0903	AG
	♀	1.0735	6.1963	PG
Port Maitland	♂	1.2272	− 7.7230	PG
	♀	1.2105	− 6.0226	PG
Abbott's Horbour	♂	.9811	13.2100	AG
	♀	1.0564	6.8541	PG
Lismore	♂	1.0487	6.1036	AG
	♀	.9878	9.6544	AG
Tignish	♂	1.1214	1.0963	PG
	♀	1.1353	.0226	PG
L'Archeveque	♂	1.4443	−23.3931	PG
	♀	1.2578	−10.0604	PG

いによく似た値を示す。すなわち大体において雄は AG 型，雌は弱い PG 型である。ところが両水域の中間にある Port Maitland では成長指数の値から推定される限りでは上記の両水域と可成り違うようである。St. Lawlence 湾南部の Lismore と Tignish とではaの値には大差がないがbの値は雌雄とも Lismore の方が明らかに大きい。また，L'Archeveque における成長はaの値が特に大きいことによって他の水域とはいちじるしい違いを示している。前記の Templeman (1936) による資料からの計算結果と比較すると，Grand Manan 水域については Templeman の資料はむしろ Port Maitland における成長様式に近い。St. Lawlence 湾南部における成長様式については両者の資料はほぼ同様な結果を与えている。

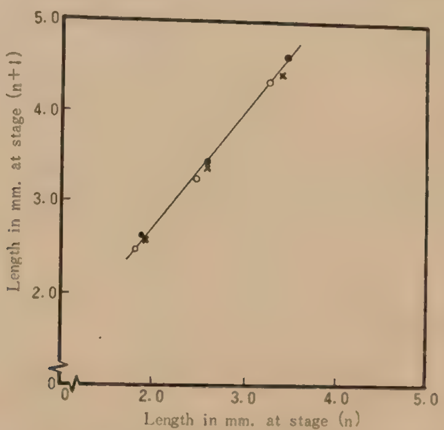


Fig. 21. Growth in carapace length of the larvae of *Homarus americanus*. Solid circles, Notre Dame Bay (Templeman, 1948); empty circles, Bay of Island (Templeman, 1948); crosses, Northumberland Strait (Wilder, 1953).

なお幼生期の成長に関する定差図は第21図に示した。指数値の計算結果は下記の通りである。Grand

Values of growth parameters in larval phase of *H. americanus*.

Locality	a	b	Growth type	Author
Northumberland Strait	1.2502	.1778	PG	Wilder (1953)
Notre Dame Bay	1.2969	.1220	PG	Templeman (1948)
Bay of Island	1.2938	.1022	PG	Templeman (1948)

Manan 水域でも St. Lawlence 湾南部でも幼生期の成長係数 (a) の値は成体よりも明らかに大きい。したがってその間に少くともひとつの変曲点があるはずである。Wilder は脱皮前の甲長の対数に対して脱皮後の甲長の対数を plot することによって，幼生期と成体期の成長を変曲点をもたないひとつの直線で表わしているが，厳密には恐らく誤まりではないかと思う。もっとも，Hiatt の定差図法によって幼生期と成体（若年）期との成長指数の値から計算した変曲点の L_n（=若年期の L_1）の大きさは下記の通りで，外部形態の面で変態を完了する第4令幼生の大きさとは可成り違った値が得られる。この理由はよく判らない。

Lengths of L_1 of the juvenile phase of *H. americanus* calculated from Hiatt's graph.

Sex	Grand Manan	Lismore
♂	37.3 mm	29.4 mm
♀	27.2	36.1

(16) *Cambaroides japonicus* de Haan，ザリガニ.

資料は筆者自身による。1960年5～6月に余市町梅川上流で採集し，実験室の流水で飼育した個体に関する17例の記録である。餌はミミズを用いた。

この資料にもとずき定差図を画いて第22図を得た。第22図に関する限りでは，雌雄による成長様式の違いはほとんど認められない。また，従来採集された抱卵雌の最小個体は甲長 19.1mm であるが，成熟期に入っても成長様式は変化していない。すなわち第22図には変曲点が認められない。しかし，まだ観察例が少ないので実際にそうであるかどうかは確実でない。

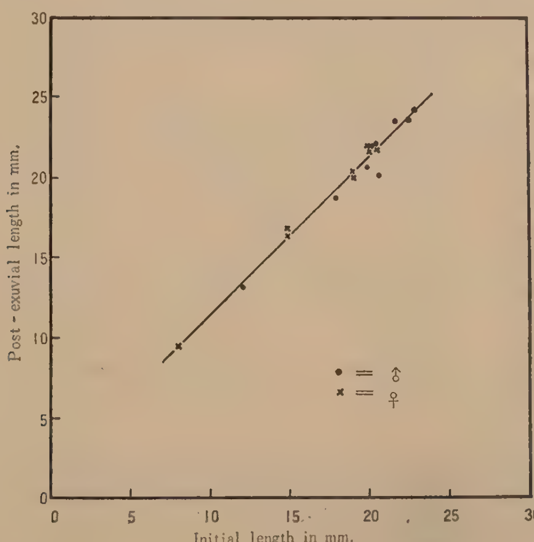


Fig. 22. Growth in carapace length of *Cambaroides japonicus*.

雌雄一緒にして計算した成長指数値は下記の通りで，成長は AG 型であると推定される。

Values of growth parameters in *Cambaroides japonicus*

a	b	Growth type.
.9914	1.5327	AG

ANOMURA

(17) *Paralithodes camtschatica* (Tilesius), タラバガニ.

P. camtschatica については従来発表された成長観察記録が全部で156例ある(第4表) 成長観察方法の詳細は研究者によって多少違うが，大型個体では海中に設置した生簀の中で脱皮するまで短期間蓄養した例が多い。また丸川(1933)は成体雄については漁場で刺網にかかったまま脱皮した個体を測定している 倉田(1960)の資料は卵から第9令稚ガニまで継続的に実験室で飼育した結果にもとずいている．そしてこの資料以外はすべて扱った個体の令期は不明である。第23図はこれらの資料にもとずいて画いた定差図である。両

Table 4. Records of size increment at molting in *Paralithodes camtschatica*.

Author	Juvenile phase	Mature phase		Total
		♂	♀	
Kajita & Nakagawa (梶田・中川), 1932	27	6	22	55
Marukawa (丸川), 1933	47	9	18	74
Mihara (三原), 1936	1	—	1	2
Wallace et al, 1949	—	1	3	4
Sato (佐藤), 1958	13	—	—	13
Kurata (倉田), 1960, b	8	—	—	8
Total	96	16	44	156

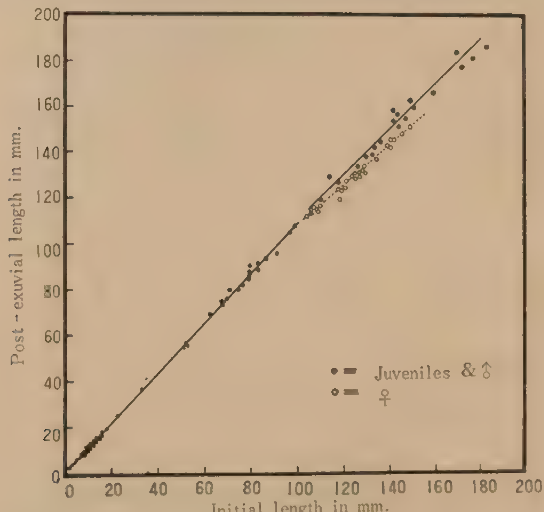


Fig. 23. Growth in carapace length of *Paralithodes camtschatica*. As to the source of data see Table 4.

業的に漁獲されているタラバガニの甲長は普通雄で 150mm 前後であり，雌はもつと小型であるから第23図は幼生期を除いてタラバガニの生活史のほぼ全体に関する成長を表わしているものと見做し得る。雌雄とも 90～100mm にひとつの変曲点があるが，丸川(1933)および Wallace et al (1949) によれば雌雄とも大体この大きさで性成熟に達する。その後成熟期の成長には雌雄差が認められる。

指数値の計算結果は下記の通りである。若年期の成長は弱い PG 型，成熟期の成長は雌雄とも RG 型である。また成熟期の成長については L_1 も a の値もともに雄の方が雌よりも大きい。したがって，仮りに年間脱皮回数が同じであっても，同一年令の雌雄の大きさの違いは高年令ほどいちじるしくなるはずで，ごく大型のタラバガニがほとんど雄であるという事実はこのような指数値の違いからも説明出来る。少くとも吉田(1941)によって指摘されたような雌雄による脱皮回数の違いだけがその理由の全部ではない。

Values of growth parameters in *Paralithodes camtschatica*.

Sex	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L_∞ (mm)	Growth type
♂	1.0862	.3533	PG	.9052	22.284	102.21	234.57	RG
♀				.8592	25.159	94.19	178.43	RG

なお，最終長 (L_∞) の計算値は従来記録された最大個体の大きさ（雄 224mm；雌 189mm；Wallace et al, 1949) と大体一致する。

(18) *Paralithodes brevipes* Brandt, ハナサキガニ.

P. brevipes の成長に関しては，筆者自身による27例の観察記録がある。甲長範囲は 6.8～30.2mm で何れも厚岸湾口近くの磯で採集したもので，実験室でエビ，アサリ等の肉を与えて流水で飼育した。また，この資料とは別に卵からの飼育によって89尾（第1令，77；第2令，18；第3令，4）の稚ガニを得，初期の成長を知ることが出来た。第24図はこれらの資料にもとずいてハナサキガニの若年期の成長を表わした定差図である。第1令稚ガニから少なくとも甲長30mmまでの個体の成長はひとつの直線で表わし得ることは明らかである。指数値の計算結果は下記の通りで，タラバガニの若年期よりも可成り強い PG 型の成長を示す。

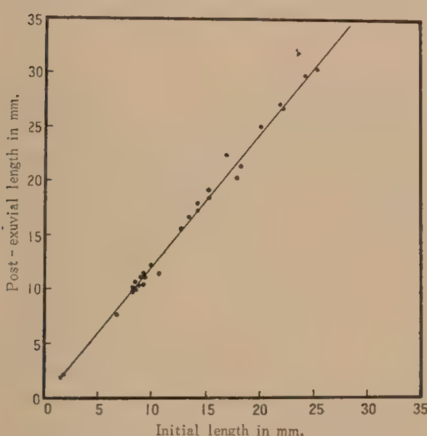


Fig. 24. Growth in carapace length of *Paralithodes brevipes.*

Values of growth parameters in juvenile phase of *Paralithodes brevipes.*

a	b	Growth type
1.2035	− .0143	PG

BRACHYURA

(19) *Cancer magister* Dana

MacKay & Weymouth (1935) は *C. magister* の成長研究において1回の脱皮による成長を知るために三種類の資料を集めた。第1は海中（水面下約 30cm）に設置した生簀に蓄養した個体に関する 543 例の成長記録である。蓄養による悪影響を避けるためなるべく脱皮間近の個体を収容した。第2は海岸で自然採集した脱皮直後の個体とその個体の脱皮殻にもとずく成長記録である。この資料を得るために干潮時には絶え

ず磯採集を行なった。脱皮殻は脱皮直後の個体と大きさ，性別，その他の特徴について比較検討し同一個体であることを確認し得た場合だけ用いた。この資料が22例である　第３は自然採集した稚ガニの頻度分布である。甲幅 3 cm 以下の個体 5,065 尾を測定した結果７つの modes が認められ，小さい方からそれぞれ megalopa および第１～第６令稚ガニの大きさに相当するものと見做された。

以上３種の資料が脱皮前の平均甲幅とその成長率(%)として彼等の第１表にまとめられている　この資料から脱皮後の甲幅を計算し資料別に定差図に表わして第25図，A-C を得た。直線関係は明らかである　性

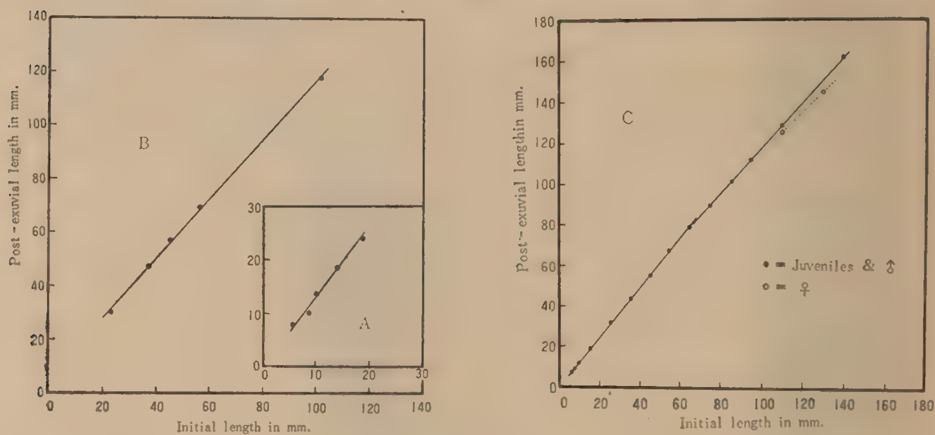


Fig. 25. Growth in carapace length of *Cancer magister*. A, from modes of frequency distribution ; B, natural molting ; C, experimental molting. Data from MacKay & Weymouth (1935).

成熟に達する大きさは MacKay & Weymouth によれば 100mm 前後であるから，図 A，B はともに若年期の成長を示す、図 C によれば変曲点は雄では不明瞭ではあるが 60～70mm に，雌では 80mm 前後にそれぞれひとつ認められる。これらの大きさは上記の性成熟に達する大きさとは多少違いがある。その理由はよく判らない。

指数値の計算結果は下記の通りである。自然で脱皮した例と実験例とでは a の値には大差がないが b の値

Values of growth parameters in *Cancer magister*.

Source of data	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	$L\infty$ (mm)	Growth type
Frequency distribution	1.2955	5.749	PG	—	—	—	—	—
Natural molting	1.1102	5.964	PG	—	—	—	—	—
Experimental molting ♂	1.1980	.7068	PG	1.1121	5.639	64.46	—	PG
Experimental molting ♀				.9343	22.735	83.53	346.0	RG

は明らかに前者が大きい。これは Mackay & Weymouth も述べているように，実験例は自然におけるよりも１回の脱皮による成長量が小さいためである　この傾向が小型個体程著しいことは彼等の第１図から知られるが，a の値が実験例の方が多少とも大きいのはそのためであると考えられる　また，頻度分布から推定した成長では b の値は自然における脱皮例と大差がないが a の値は明らかに大きい　Mackay & Weymouth が掲げている頻度分布図（彼等の第４図）を見ると megalopa および第１～第３令稚ガニの modes

較べて第4～第6令稚ガニ modes はあまり顕著でない。a の値が自然脱皮の例よりも大きい結果が得られたのは，恐らく後期稚ガニの modes の推定値が実際より大きすぎたためではないかと思われる。

雌の最終長 (L_∞) の計算値は従来記録された最大個体の大きさ (MacKay & Weymouth によれば 200mm 前後である) よりも可成り大きい。この理由もよく判らない。

(20) *Cancer pagurus*

資料は Pearson (1908) と Drach (1939) とから得た。Pearson は Heligoland の Nordsee Museum に

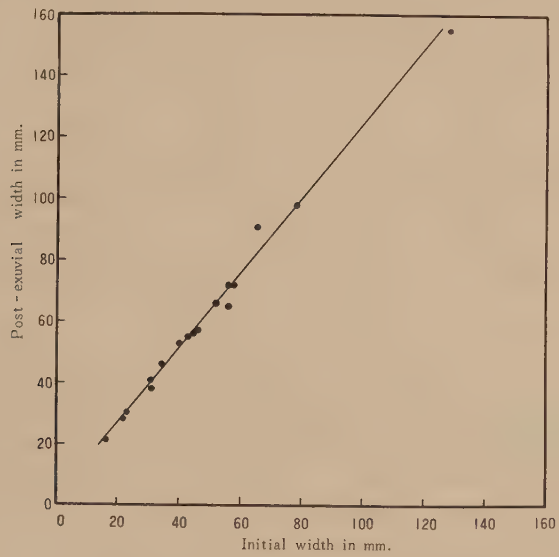


Fig. 26. Growth in carapace width of *Cancer pagurus*. Data from Pearson (1908).

保存された標本について測定した17例の脱皮による成長記録を掲げている。ただし性別は示されていない。また，これらの標本がどのような方法で得られたかも述べられていない。

第26図は Pearson の資料にもとずいて画いた定差図である。変曲点は認められない。Pearson によれば性成熟に達する大きさは 110mm であるから，第2図は若年期の成長を示す。指数値の計算結果は下記の通りで，成長は明らかに PG 型である。

Values of growth parameters in juvenile phase of *Cancer pagurus*. (Pearson, 1908)

a	b	Growth type
1.2098	2.9716	PG

Drach (1939) の資料は，彼の第10表に掲げられており，30～100mm にわたって 10mm 間隔でまとめた各甲長階級について，平均成長率が雌雄別に示されている。何れも実験室で蓄養日数5日以内に脱皮した例である。各階級の中点を L_n にとり，L_{n+1} を計算し定差図にあらわして第27図を得た。成長指数値は下記の通りである。雌雄差はほとんど認められない。これらの指数値を Pearson の資料からの計算値と比較すると，a も b も共によく似た値を示していることは興味がある。

Values of growth parameters in juvenile phase of *Cancer pagurus*. (Drach, 1939)

Sex	a	b	Growth type
♂	1.2336	2.4608	PG
♀	1.2414	2.2506	PG

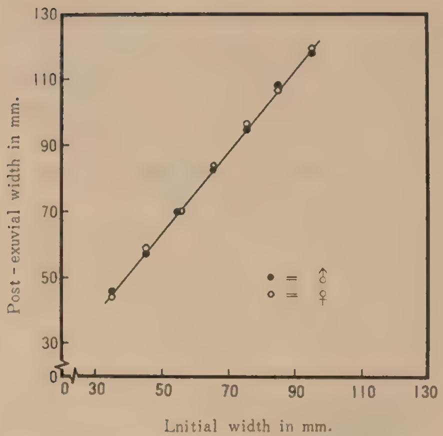


Fig. 27. Growth in carapace width of *Cancer Pagurus*. Data from Drach (1939).

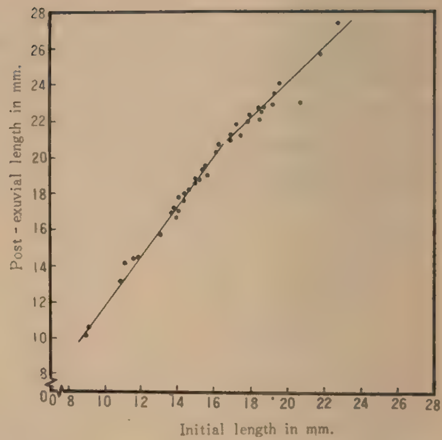


Fig. 28. Growth in carapace length of *Carcinus maenus*. Data from Huxley & Richards (1931).

(21) *Carcinus maenus*

Huxley & Richards (1931) は *C. maenus* の相対成長に関する報告の中で，ox-thyroid または ox-pituitary を経口的に与えた場合の成長率に対する影響を調べる目的で，6～12カ月実験室で飼育した結果を述べている。対照群には魚肉を与えている。この実験自体は餌による成長率の違いは認められず，否定的な結果しか得られていないが，実験動物の脱皮による甲長増大率が彼等の第5表に掲げられているので，この資料から *C. maenus* の成長を表わす定差図が得られた。それは第28図に示した。材料は対照群を含めて全部で25尾であるが，その内14尾については第2回脱皮による成長率も記録されているので，成長観察例は全部で39例である。甲長 5mm 以下の個体は finger-bowl に，大型個体は大型容器に盛った止水で飼い，水換えと投餌は週2回行っている。材料の性別は不明である。

第28図では 16～17mm にひとつの変曲点が認められる。Huxley & Richards によれば，性成熟に達する大きさは 17～20mm（雌），および 14～29mm（雄）とされているので，この変曲点も明らかに性成熟と関係がある。指数値の計算結果は下記の通りである。性別が不明なため成熟期の成長を雌雄別に検討することはできない。定差図上で推定することも，観察例が少ないので難かしい。最終長 (L_∞) の計算値についても，果して正しいかどうかの検討には資料が不足である。Huxley & Richards は相対成長の材料に 62mm までの雄を用いているが，それより大型個体については何もふれていない。

Values of growth parameters in *Carcinus maenus*.

Juvenil phase			Mature phase				
a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L_∞ (mm)	Growth type
1.2552	— .2224	PG	.9404	5.0893	16.87	85.45	RG

(22) *Xantho floridus*

資料は Drach (1939) の第11表から得た。蓄養日数5日以内に実験室で脱皮した個体の成長記録で，甲長階級とその平均成長率が掲げられている。なお，25mm 以下は雌雄を含むが，それ以上の大型個体は全部雄である。

各甲長階級の中央値を L_n にとり，成長率から L_{n+1} を算出して定差図に表わし，第29図を得た。変曲点

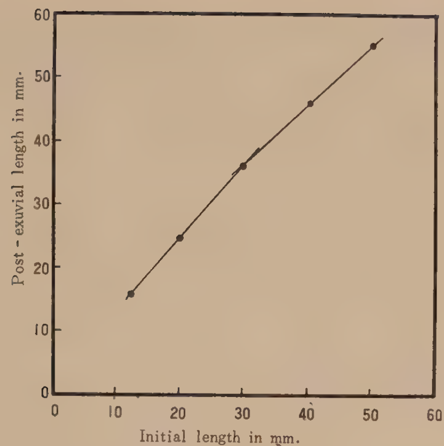


Fig. 29. Growth in carapace length of *Xantho floridus*. Data from Drach (1939).

は約 30mm にひとつ認められる。 Drach によれば，性成熟に達する大きさは雌で約 22mm，雄で 26mm であるから，この変曲点も恐らく性成熟と関係があると考えられる。

指数値の計算結果は下記の通りで，若年期の成長は PG 型，成熟期の成長は弱い RG 型と思われる。

Values of growth parameters in *Xantho floridus*. (Drach, 1939)

Juvenile phase			Mature phase			
a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
1.1193	2.1150	PG	.9400	7.8666	32.078	RG

(23) *Cycloxanthops novemdentatus*

Knudsen (1959) はアウギガニ (Xanthid crabs) の 1 回の脱皮による成長を図示するに当って，Hiatt (1948) に倣って定差図法を用い，この方法が年令推定に利用し得ることを示した。しかし Hiatt の場合と同様数式化はしていない。第30図は Knudsen の第 1 図を再録したものである。ただし，同じ図に plot されている *Paraxanthias taylori* および *Lophopanopeus l. leucomanus* に関する記録は観察例が少ないので除いた。これらの資料は実験室で蓄養した個体の成長に基ずいており 1 尾の雌 (L_n=25mm) を除いてすべて若年個体または雄である。従来記録された最大個体は 100mm であるとされているので第30図には成熟個体も確かに含まれていると思われるが，変曲点は明らかでない。しかし大型個体の観察例が少ないので，果して実際に変曲点がないのかどうかは確かには判らない。

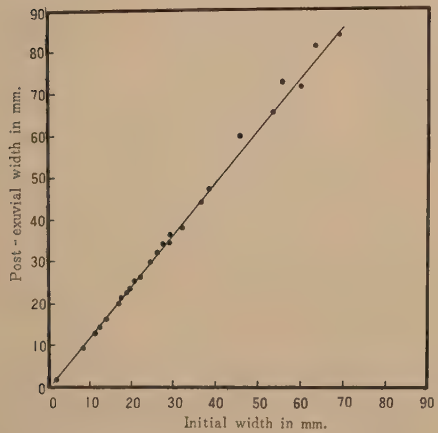


Fig. 30. Growth in carapace width of *Cycloxanthops novemdentatus*. After Kundsen (1959).

指数値の計算結果は下記の通りで，成長は明らかに PG 型である。そして，若し雄の成長には性成熟に達

Values of growth parameters in *Cycloxanthops novemdentatus*.

a	b	Growth type
1.2337	— .7226	PG

しても変化がないものとすれば，成熟期に関しては，*C. novemdentatus* は従来その成長が観察された Decapoda の内では最も大きな成長係数 (a) の値を示す種類であるといい得る。

(24) *Eriocheir japonicus* de Haan，モクズガニ.

資料は筆者自身の観察結果による　1959年夏に余市川で採集した *E. japonicus* を実験室で飼育し，雌5例，雄2例について1回の脱皮による成長記録が得られた。甲長範囲は 12.4～27.2mm ですべて未熟個体である。第31図はその結果にもとずく定差図である。飼育は流水(淡水)で行ない餌は主にイガイ (***Mytilus***) を用い週に2～3回適宜に与えた。

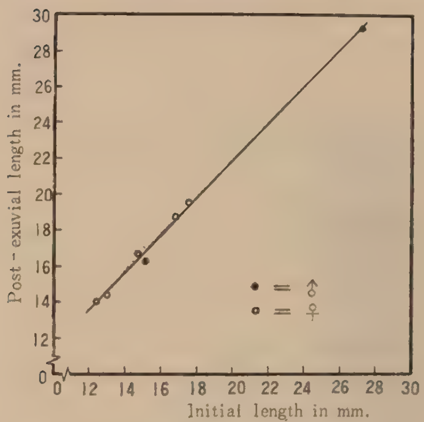


Fig. 31. Growth in carapace length of *Eriocheir japonicus*.

下記に示した成長指数の計算結果から推定される限

Values of growth parameters in juvenile phase of *Eriocheir japonicus*.

a	b	Growth type
1.0392	1.0034	AG

りでは，*E. japonicus* の若年期の成長はむしろ AG 型に近い。しかし観察例が少ないので詳しい検討はできない。

(25) *Pachygrapsus crassipes* Randall

資料は Hiatt (1948) と Olmstead & Bamberger (1923) とから得た。Hiatt は *P. crassipes* の生活史に

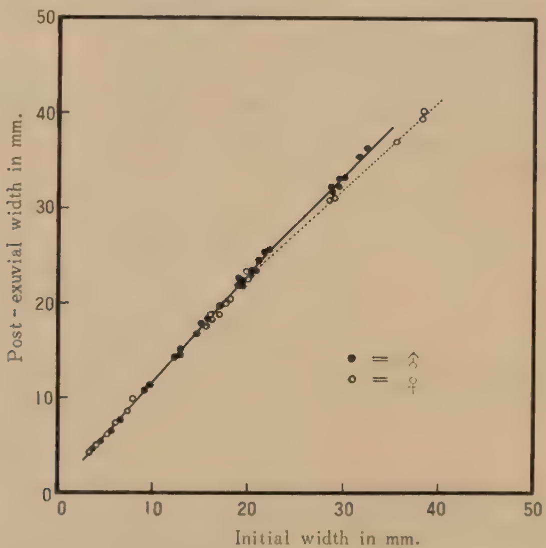


Fig. 32. Growth in carapace width of *Pachygrapsus crassipes*. After Hiatt (1948).

関する広範な研究において雌雄による成長の違いを表わすために定差図法を始めて用いた。ただしこれを数式化する試みはされておらず，脱皮による成長は常に成長率 $\left(\frac{L_{n+1}-L_n}{L_n}\right)$ で表わされている。第32図は Hiatt の第9図を再録したものである。用いられた資料は自然において脱皮した個体とその脱皮殻の測定記録である。変曲点は雌雄とも性成熟に達する 20mm 前後にそれぞれひとつ認められ，かつそれ以後の成長には雌雄差が生じている。この図から読み取った数値にもとずいて計算した指数値は下記の通りである。成熟期における雌雄の成長型の違いは成長係数(a)の値から明らかである。すなわち雄では AG 型ないしはごく弱い PG 型であるのに対して，雌では RG 型である。変曲点の大きさも雄の方が多少大きい。

Values of growth parameters in *Pachygrapsus crassipes*. (Hiatt, 1948)

Sex	Juvenile phase			Mature phase				
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	L_∞ (mm)	Growth type
♂	1.1187	.2367	PG	1.0500	1.8334	23.2416	—	AG
♀				.9464	3.7135	20.1787	69.28	RG

雌の最終長 (L_∞) の推定値は自然採集で記録された最大型 (Hiatt によれば雌，44mm；雄，47mm である）に較べると可成り大きい。これにはいくつかの理由を考がえることができる。第1にこの定差図が実際の成長とは一致しないかも知れない。第2にごく大型個体は棲息場などの関係から採集され難いのかも知れない。第3に究極的に達し得る大きさまで成長しないで死亡するのかも知れない。その何れかまたはこれ以外の理由によるものか詳しいことは判らない。

Olmstead & Bamberger (1923) はイワガニ (Grapsoid crabs) の成長に関する報告の中で甲幅 12.5～45.6mm の *P. crassipes* について脱皮前の甲幅と脱皮による成長率 (%) との関係を示す図を掲げている。

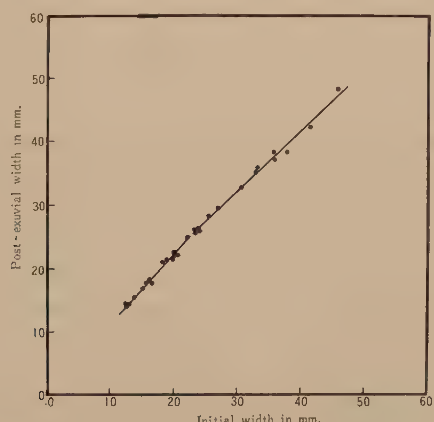


Fig. 33. Growth in carapace width of *Pachygrapsus crassipes*. Data from Olmstead & Baumberger (1923).

実験室内の網張りの箱の中でゆるやかな流水によって飼育した個体に関する記録であるが，与えた餌については何も述べられていない。また性別は不明である。第33図は彼等の第5図から読み取った数値にもとずいて画いた定差図である。指数値の計算結果は下記に示した。前記 Hiatt の資料からの計算値と比較すると，

Values of growth parameters in *Pachygrapsus crassipes*. (Olmstead & Baumberger, 1923)

Juvenile phese			Mature phase			
a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
1.0646	.6982	PG	.9621	3.0862	23.298	AG

若年期の成長に関しては，a の値は小さく b の値は多少大きいが，しかし，あまり著しい違いはない。

成熟期の成長に関しては Olmstead & Baumberger の資料が性別不明なため比較できないが，L_1（変曲点）の大きさが Hiatt の資料から得られた値（特に雄）と一致している点が注目される。

(26) *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan)，イソガニ.

資料は筆者自身の観察結果による。1959 年，5～10月にわたつて余市海岸で磯採集した *H. sanguineus* を実験室で畜養し，157例（若年個体，106；成熟雄，24；成熟雌，27）の成長記録が得られた。この内には

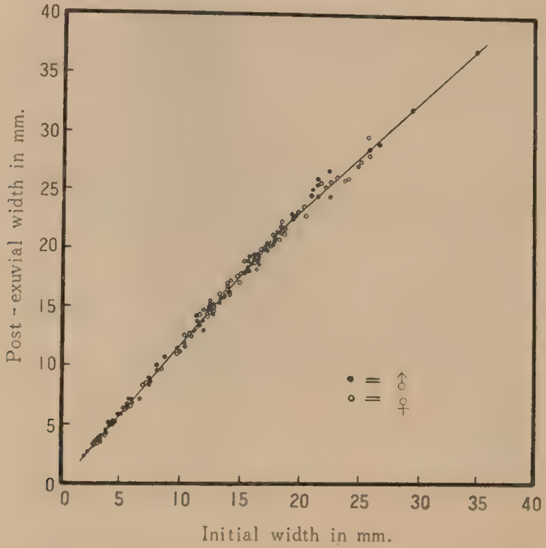


Fig. 34. Growth in carapace width of *Hemigrapsus sanguineus*.

同一個体が 2～3回脱皮した場合も含まれているが，すべて外部形態の正常な個体に関する記録である。*Sacculina* の寄生に関しては特に考慮していない。しかし *Sacculina* の卵嚢が体表外（腹部内側）に出ている限り host は脱皮しない。飼育容器は径 12cm，深さ 15cm（甲幅 5mm 以下の小型個体は径 5cm，深さ 12cm）の丸型ガラス製で 1 尾ずつ別の容器に収容した。飼育海水は容器から over-flow させて流水とし，餌は専らイガイ（*Mytilus*）を用い，大体 3 日毎に，摂餌の活発な個体ではもっと頻繁に，新らしい餌と取代えて常に摂餌し得る状態においた。

第 34 図はこうして得られた資料にもとずいて画いた定点図である。雌雄とも性成熟に達する 16～17mm にそれぞれひとつの変曲点が認められる。しかし，雌雄による成長の違いは若年期においては勿論，成熟期に入ってもほとんど認められない。そのことは下記の指数値の計算結果からも明らかである。すなわち，雌雄別に計算した成熟期の成長指数の値はほとんど雌雄差が認められない。そして大体において成長は AG 型である。

Values of growth parameters in *Hemigrapsus sanguineus*.

Sex	Juvenile phase			Mature phase			
	a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
♂	1.1856	— .0392	PG	.9645	3.7432	17.11	AG
♀				.9692	3.5506	16.59	AG

(27) *Maia squinado*

資料は Drach (1939) の第2～5表から得た。全部成熟前の個体に関する資料で，餌をほとんど，あるいは全く与えずに実験室で蓄養した個体の成長記録である。

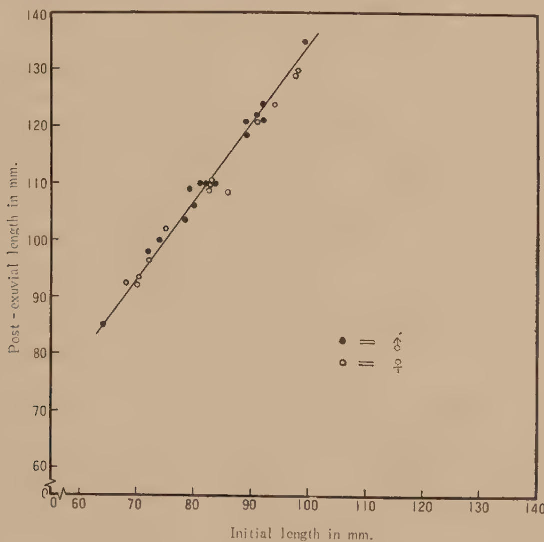


Fig. 35. Growth in carapace length of *Maia squinado*. Data from Drach (1939).

第35図はこの資料から得た定差図である。ただし雌雄とも，蓄養日数が4日以内に脱皮した例だけを用いた。その理由は Drach 自身が述べているように，蓄養日数が長くなると成長率の低下が起っているからである。もっとも，蓄養日数4日毎にまとめた資料のそれぞれについても，第35図に掲げたと同様な直線関係が成立するし，資料全部を同一定差図上に plot しても，上記の理由から点のばらつきは大きくなるが，矢張り直線関係は明らかである。

成長指数の値は，蓄養日数4日毎にまとめた資料のそれぞれについて別々に計算して下記に示した。例外もあるが，大体において蓄養日数が長くなるにしたがって a の値は小さくなる傾向が認められる。また，Drach は雌雄による成長率の違いを認めていないが，下記の通り，どの場合にも a の値は雄の方が雌よりも大きい。このことは，しかし，成長係数が実際に雌雄によって違うということよりも，むしろ，蓄養による影響が雌雄によって違うことを示しているのかも知れない。なぜなら，若年期において雌雄による成長の違いが明らかである例は他の種では見られないからである。

なお，Drach は安定期間 (la périod de stabilité) なるものを提唱し，蓄養後その期間内では脱皮による成長には阻害が起らないものと考えた。その根拠は彼の第6表に示されている蓄養日数の増加に伴なう平均成長率の変化である。ただし，平均成長率の計算に用いた材料の雌雄別や大きさについては何等考慮され

Values of growth parameters in juvenile phase of *Maia squinado*.

No. of days in captivity	Male			Female		
	a	b	Growth type	a	b	Growth type
1～4	1.3532	− .8258	PG	1.2663	4.8368	PG
5～8	1.2956	3.0851	PG	1.0577	21.7365	AG
9～12	1.3877	5.6775	PG	1.3102	− .0319	PG
13～16	1.2413	5.6493	PG	1.1370	13.0420	PG
17～20	1.2418	4.3845	PG	1.1506	1.2808	PG
21～24	1.4441	−14.7040	PG	1.1553	9.9521	PG
25～28	1.2287	2.5525	PG	1.1854	6.5963	PG
28<	1.1785	6.4344	PG			

ていない。しかし，上述のように成長様式は，少くとも Drach が得た資料に関する限りでは，雌雄によって違いがあるので，成長率も雌雄別に検討する必要がある．また，すでに明らかにしたように，成長率は L_n の大きさとともに変るのであるから，大きさの違う個体の成長率を平均しては正しい比較はできない。例えば，第5表は Drach の第6表に掲げられている平均成長率の変化（上段，%）を，その計算に用いた個体の L_n の平均値（下段，mm；彼の第2～5表から計算）と対比して示す。第5表によれば，Drach が

Table 5. Average growth rates (%) and average carapace-length (mm.) of *Maia squinado* on which the growth rates were measured. Data from Drach (1939).

Series		Number of days in captivity							
		1～4	5～8	9～12	13～16	17～20	21～24	25～28	28<
II (56)	%	33.8	32.7	30.1	27.4	25.6	25.1	24.3	—
	mm.	83.7	89.9	89.0	90.3	90.8	86.0	87.8	—
III (48)	%	33.1	33.6	32.3	29.3	28.5	26.9	25.1	23.6
	mm.	85.9	85.0	79.4	93.2	85.7	89.3	84.7	87.4
IV (72)	%	32.7	32.8	31.2	32.1	31.0	29.7	27.3	25.7
	mm.	79.6	70.1	76.0	71.3	81.8	88.4	86.7	90.9

Figures in parenthesis indicate the number of animal treated.

蓄養による成長率の低下と考がえたものは，少くともその一部は，平均値の計算に用いた個体の L_n の大きさに関係があることが知られる．例えば Series IV で比較的長期間高い成長率が続いているのは，第1に用いた材料の L_n が他の Series におけるよりも小さいことと，第2に同じ Series IV の中でも，蓄養日数1～4日に脱皮した個体に較べて5～8日，および13～16日に脱皮した個体の L_n が可成り小さいことに少くとも部分的には，関係があるように思われる．また，蓄養日数が17～20日以上になると成長率の低下が見られているが，同時に脱皮した個体の平均甲長（L_n）も大きくなっている点が注目される．要するに，蓄養による成長阻害を検討するに当っては，用いる材料の大きさを無視しては正しい資料は得られない．

ARACHNIDA

XIPHOSURA

(28) *Tachypleus tridentatus* Leach，カブトガニ.

これは甲殻類ではないが，矢張り体が硬い外骨骼に覆われその増大は脱皮によってのみ可能であるという点で，成長様式も甲殻類に類似することが想像される。

浅野（1942）は瀬戸内海産カブトガニの生活史に関する報告の中で孵出直後の三葉虫型の第1令から成熟する第19令までの各令における大きさを掲げている．第8令までは沿岸の干潟で自然採集した各令期の個体

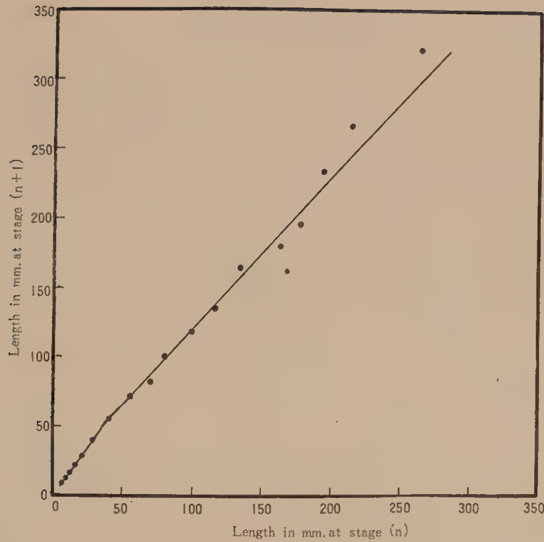


Fig. 36. Growth in carapace (cephalic shield) width of *Tachypleus tridentatus*. Data from Asano(浅野), 1942.

の測定記録で，令期の査定は主に腹肢の発生状態および胴長に対する剣尾長の比率にもとずいている。第9令以後は棲息場が沖合に移るのと，外部形態に著しい変化が起らないために直接令期の査定はできないので「多数の標本を並べて測定」することによって推定している。

第36図は浅野の資料にもとずいて画いた定差図である。明らかに直線関係が認められ，カブトガニの成長にもすでに述べた多くの甲殻類におけると同様な規則性が見られることが判る。変曲点は 40mm 附近にひとつ認められる。浅野によれば附属肢は第5令において完全に出揃うが，剣尾長の胴長に対する比率が大体一定となるのは第7～第8令(40～55mm) 以後である。したがってこの変曲点は恐らく幼生期から成体期への成長の変化に対応したものと考がられる。ところが，浅野の資料にもとずいて指数値を計算し若年期の L_1 を求めると 12.3mm という値が得られ，第36図から推定される変曲点より可成り小さい。浅野の報告では第9令以後について大きさと令期とを対応させた方法は上記の通りで，必ずしも疑問の余地がない訳ではない。その妥当性を検討するための資料(例えば頻度分布図)は全く掲げられていないので詳しいことは判らないが，恐らく特に後期では多少誤まりがあるのではないかと思う。そこで特に偏よりが大きい点 (L_{17}, L_{18}) と点 (L_{18}, L_{19}) とを除外して指数値の計算をやり直すと，下記の通りの結果が得られ，若年期の L_1 は剣

Values of growth parameters in *Tachypleus tridentatus*.

Larval phase			Juvenile phase			
a	b	Growth type	a	b	L_1 (mm)	Growth type
1.4036	— .5220	PG	1.0313	13.954	38.88	AG

尾長の胴長に対する比率がほぼ一定となる第7令の大きさに大体一致する。

論 議 と 結 論

甲殻類の脱皮に際して急激に体が増大する機構には，鰓や表皮を通して吸収される水が非常に大きな役割を果している。実験的に眼柄を除去した *Cambarus* や *Uca* が正常個体よりも脱皮が促進され，したがって成長が早いことは Smith (1940) および Abramowitz & Abramowitz (1940) によって報告されたが，Scudamore (1947) および Bauchau (1948) が *Cambarus* および *Eriocheir* について行なった実験の結果によれば，それは眼柄除去個体では1回の脱皮による成長量が正常個体よりも大きいためであり，さらにそれは，脱皮に際して前者は後者よりも多量の水を吸収するためであることが明らかにされた。そして Koch (1952) によれば，この場合に見られる成長量の違いは脱皮に先立って形成される組織の量の違いによるものではない。脱皮の1～3日前に両眼柄を除去し，その後脱皮まで餌をえなかった *Carcinus* においても，脱皮時に吸収した水の量は正常個体よりもはるかに多かったことが観察されている (Knowles & Carlisle, 1956)。したがって，脱皮時における体の増大は吸収される水の量によって決まるかのように思われる。しかし，一方では，甲殻類の脱皮は必ずしも体の伸長を伴なうものでないことも事実である。大きさに変化がない，ないしは逆に縮少を伴なう脱皮の例はたくさん報告されている（梶田，中川，1932；木下，1934；Marshall, 1945；Lloyd & Young, 1947；Travis, 1954；等)。また *Uca* に関する Guyselman (1953) の実験結果によれば，正常個体では脱皮時に吸収した水の量は明らかに小型個体程多かったにもかかわらず，どの個体でも脱皮後の甲幅は脱皮前と全く変化がなかった。したがって，水分吸収以外の機構が成長に関与している可能性も否定することはできない。Knowles & Carlisle (1956) は甲殻類の内分泌機構に関する広範な総説の中で，彼等が Molting hormones と呼んでいる物質，ないしはそれが関与する機構が直接成長を調節している可能性を強調している。

ともかく，甲殻類の成長を支配している機構については，まだ判らないことが非常に多い。したがって，Hiatt の定差図が多くの甲殻類で直線をなす理由も明らかでない。成長係数の生物学的意味も今の所不明確である。しかしたとえ経験的に得られたにしても，この規則性を甲殻類の成長解析に利用することは差支えないし，また非常に便利でもある。さらに，この成長図示法に関して興味あることは，この報告で検討したような長さの成長だけでなく，湿重量の成長，あるいは相次ぐ令期における脱皮殻の乾燥重量の変化なども同様に扱い得ることである。すなわち，第 (n+1) 令における総湿重量または，脱皮殻の乾燥重量を，第 (n) 令における総湿重量または脱皮殻の乾燥重量に対してプロットすると，それぞれ，ひとつの直線が得られる（倉田，未発表)。

実例による検討において示したいくつかの証拠から次のことが結論できる。第1に実験室に畜養した個体の成長が，Hiatt の定差図法で直線をなす場合，その甲殻類の自然における成長もまた同じ規則性を示す（ただし指数値は必ずしも一致しない)。第2に幼生期，若年期（第1令 post-larva から性成熟まで)，および成熟期（性成熟以後生活史の終りまで）は普通それぞれひとつの直線で表わすことができ，第1令 post-larva および性成熟に達する大きさにそれぞれひとつの変曲点をもつことが多い。

このようなことから定差図法の利点として次のような事柄があげられる。第1にこのような様式の成長を行なう甲殻類については，L_1 さえ実測すれば令期不明な個体の成長記録からでも長さと令期との関係を表わす成長式を導くことができ，L-S diagram を画き得る。この報告では実例についてこの形の成長式を導く試みは敢えてしなかった。その理由はすでに所々に述べたように扱った資料がいろいろな理由から必ずしも自然における成長と一致しないだろうと思われる例が多かったからである。長さと令期との関係式を導く前にまず得られた指数値が果してどれほど良く自然における成長を表わしているかという点について充分検討する必要がある。第2の利点は成長係数 (a) を導入したことによって従来行なわれたように大きさ別に成長量ないしはその割合(%)を列挙する煩雑さが除かれ，したがってまた，大きさが違う個体の成長量を，あるいは $a \neq 1$ の場合に成長量を，平均する誤まりが除かれたこと，さらに a の値 ($a>1$，$a<1$ または $a=1$) によって成長型を分類できるようになったことである。第3に3つの成長指数 (a，b および L_1) の値を成長様式の違った populations ないしは races を識別する特徴として利用し得ることである。その外，生物

学的最小型の大きさが不明な場合，若年期と成熟期の資料から変曲点の大きさを計算することによって推定し得る場合があること，a<1 の場合には究極的に達し得る最終長 (L∞) を自然採集によらずに推定し得ることも利点のひとつにかぞえられる。

甲殻類における脱皮間期の時間間隔は年令，温度および餌の量などによって著しく違うにも拘わらず，Hiatt の定差図が直線をなすことは興味がある。この事実から想像されることは，L_n に対する L_{n+1} の回帰が直線をなす場合，両者の間隔は恐らく単に物理的な時間とは別の単位で測られるべきものであろうということである。甲殻類における脱皮間期の長さは，その物理的時間の長短にかかわらず，常にひとつの脱皮間期の完結を意味している点において，一種の生物学的時間の単位と考えることができる。

すでに，いくつかの例で見られたように，実験室ないしは野外の生簀中に蓄養した個体の成長記録から得られる成長指数の値は，自然における実際の成長指数とは必ずしも一致しないことが多い。それは第1に蓄養した個体の1回の脱皮による成長量が自然におけるよりも多くの場合小さいことにより，第2にはその傾向が小型個体ほど著しいことによって起る。前者はbの値を小さい方に，後者はaの値を大きい方に（したがって附随的にbの値を小さい方に）偏よらせる。ただし少数の同一個体を長期間継続して蓄養し何度も脱皮させた記録ではaの値は逆に自然におけるよりも小さくなる可能性がある。若し蓄養による成長阻害が大きさに無関係にほぼ一様に起る場合（例えば *Gastrosaccus vulgaris* の例）には蓄養個体の成長記録から得られる成長係数は自然集団における成長係数と極めてよく一致し，成長型だけは正しく推定できる。

しかし，すでに述べたように脱皮に際して体が伸長する機構がまだほとんど解明されていない現在においては，これらの誤差を避ける手段はなるべく自然状態に近い成長例を観察する以外にはない。そのための第1の方法は自然採集した個体の頻度分布である。この方法は MYSIDACEA のように生活史が短かく，かつ大量採集が容易な場合には有効であるが DECAPODA では普通生活史のごく初期を除いては難かしい。しかしすでに述べたように若年期の成長は普通ひとつの直線をなすからごく初期の成長だけからでも性成熟に達するまでの成長は推定し得る。この方法における問題点は頻度分布の mode と令期とをいかに対応させるかという点にある。第2の方法は自然において脱皮した直後の個体とその脱皮殻を集めることである。この方法は潮干帯に棲息する種類においては比較的容易であるが，深海性の種類では相当な困難が伴なう。しかし丸川(1933)はタラバガニの成熟雄についてこの方法を用いた。また脱皮後に起り得る体の伸長は短時間内に起るが，実際に測定する場合甲殻が軟かいと測定誤差が大きくなる可能性があるので，少なくとも測ろうとする部位が硬化するまで待つ必要がある。第3の方法は標識放流である。この方法は脱皮が群としてまとまって季節的に行なわれ，かつその時期が判っている場合に利用し得る。同一成長季 (Growing season) 内に同一個体が何度も脱皮し，群としては絶えず脱皮がみられるような場合にはあまり有効でない。また標識方法についても従来普通に行なわれたように外部標識票をとりつける方法はもっと検討する必要がある。外部標識票は大抵脱皮によって捨てられてしまうし，脱皮しても失なわれないような取付け方をすると多くの場合成長阻害が大きくなるおそれがある。PALINURA および ASTACURA のように大きな葉状の尾節や尾肢をもつ甲殻類では Wilder (1953) が試みたようにこれに穴をあけて標識する方法も考えられる。しかしこの方法では染色法 (Menzel, 1954, Dawson, 1957) と同様個体の識別ができない欠点がある。恐らく適当な内部標識法が考案されれば非常に有効であろうと思われるが，甲殻類にそのような標識方法が試みられた例はまだ見当らない。

以上に述べたどの方法もとり得ない場合には蓄養する以外に方法はない。しかしこの方法ではすでに何度も述べたように，自然における成長とは一致しないことが多い点に充分注意する必要がある。第6表はイソガニ (*Hemigrapsus sanguineus*) の若年期について，採集後の蓄養期間が長くなるのに伴なって指数値がどのように変化するかを示す。飼育方法はすでに述べた通りである。第6表によれば成長係数は3～5週間蓄養した後に脱皮した例で最も小さい値を示す。この点は先に述べた *Maia spuinado* に関する Drach (1939) の資料の検討において得られた結果と一致する。ところが5週間以上経ってから脱皮した例では逆に採集直後よりも大きな値が得られる。成長係数のこのような変化は主として小型個体の1回の脱皮による成長量に変動が見られるために起る。すなわち，aの値が小さいのは小型個体の成長量が比較的大きいためであり，

Table 6. Values of growth parameters in the juvenile phase of *Hemigrapsus sanguineus* molted after different interval of time of captivity.

Duration of time in weeks of captivity	Growth parameter a	Growth parameter b	Number of animal	Range of carapace width (mm)
0 ～ 1	1.2003	−.1660	27	2.8～15.6
1 ～ 2	1.1699	.1437	16	2.9～14.9
2 ～ 3	1.1574	.1386	12	2.8～16.4
3 ～ 5	.9739	1.5348	16	2.7～16.5
5 ～ 7	1.2452	−.6665	13	3.4～14.6
7 ～ 10	1.2102	−.6246	10	3.8～14.8
10 ～ 20	1.2346	−.8573	15	3.9～16.3

Table 7. Average increase in mm. in carapace width per molt of juvenile individuals of *Hemigrapsus sanguineus* molted after different weeks of captivity.

Initial width (mm)	Duration of time in weeks of captivity						
	0～1	1～2	2～3	3～5	5～7	7～10	10～20
2.0 ～ 5.0	.50	.75	.55	.85	.50	.20	.10
5.1 ～ 10.0	1.20	1.73	1.45	1.12	.55	.90	1.10
10.1 ～ 15.0	2.30	2.13	2.00	2.89	2.34	2.05	2.02
15.1 ～ 17.0	2.93	2.95	2.55	2.90	—	2.70	2.83

aの値が大きい場合は小型個体の成長量が比較的小さいためである，大型個体の成長量は蓄養期間の長さにはあまり関係がなく大体一定である(第7表)。したがって蓄養個体の成長から自然における成長を推定する際には，特に蓄養が長期にわたる場合には小型個体の管理に注意する必要がある。そしてその点さえ注意すれば成長係数については正しい値が得られる可能性がある。しかしbの値については必ずしもそのようにはいえない。なぜなら，蓄養によって起り得る成長阻害は1週間以内にすでに起っているかも知れないからである。

蓄養個体の成長が自然における成長と違うことに関して Guyselman (1953) の実験は非常に示唆的である。すなわち，流水で飼育した *Uca* においては湿重量は規則正しい日週変化を示すが，海水または蒸溜水を盛った finger-bowl 内の止水で飼うと，湿重量の日変動の幅は同様であったが，rhythmical な日週変化は全く見られなかった。このことは蓄養条件が悪い場合には水分調節機構に変化が起ることを示している。すでに述べたように脱皮による体の増大が，完全にではないにしても，相当大きく吸収した水分量に支配されているとすれば，変化した水分調節機構は当然脱皮時における体の増大にも影響する筈である。

実例による検討で示されたように若年期の成長は大抵 PG 型である。成熟期については雄は AG 型ないし弱い RG 型が多いが，雌では RG 型が多い。このような成長型の違いが何によるものかは明らかでない。成熟雌の成長に RG 型が多いのは，たしかに従来考えられたように卵巣の成熟に多量の栄養をとられるためであろう。しかし，成熟期においても雌雄差がなかったり (*Hemigrapsus sanguineus*，第32図)，逆に雌の方が雄よりも高い値を示す (*Porcellio scabar*，第8図) 場合もあるので，必ずしも何時の場合にも，卵巣の成熟だけがその原因の全部ではないだろうと想像される。また，成熟期においても PG ないし AG 型の成長が見られることは注目される。なぜなら $a>1$，ということは，令期に対する長さの増大が無限に続き得る可能性を意味しているからである。このことは，一般に動物の成長に関して，従来広く認められた法則と一見矛盾するかのように思われる。しかし，甲殻類の体の増大には，すでに述べたように，脱皮の頻度という別の要素を考えに入れなければならない。そうすることによって，恐らく，時間に対する長さ

の成長は，この場合にも，ある決った asymptote をもつものと考えられる。

成長係数の値に季節的な変化が見られるかどうかという点に関しては，充分な検討をするだけの資料が得られなかった。生活史が短かく，一年間に何回も世代を繰返す種類では，確かに，成長係数は世代によって違い，高水温期（夏～秋）の世代で低く，低水温期（冬～春）の世代で高いことを示す証拠はある。例えばすでに述べたように *Gastrosaccus vulgaris* の場合がそうであり，また *Cyprinotus* sp. についても同様な資料が得られている(未発表)。しかし，このことから直ちに，生活史が数年以上にもわたる甲殻類においても，成長係数は季節的に変化するだろうと考えることは恐らく早計であろう。この問題に関しては，*Pandalus kessleri* のところでふれたように，まだはっきりした結論は下せない。

ここに述べた成長解析法には時間は含まれていない。そのため，この方法だけからは甲殻類の年令は推定できない。年令推定には甲殻類の成長における第2の要素，すなわち脱皮の頻度が明らかにされねばならない。甲殻類における令期の長さが，われわれが具体的に測定し得る現象とは何等関係がなく不規則なものだとしたら脱皮の頻度の推定も結局は不可能であろう。しかし若し何等かの形ででも規則性を示すとすれば，われわれはその規則性を手掛りとすることができる。例えばタラバガニについて幼生期（倉田，1960a）および第9令までの稚ガニ（倉田，未発表）では，令期の長さ（日数）と平均水温との間には大体において，Bělehrádek (1926) の式が成立し，しかも温度係数の値が1に極めて近いことから近似的に積算温度の法則に還元し得ることを示した。しかし一方では同一温度においても令期の長さは大型個体ほど長いという結果も報告されていて (Hess, 1941； Templeman, 1948) 甲殻類における令期の長さを推定するための確実な方法はまだ知られていない。今後に残された最も重要な問題である。

摘　　要

1. 横軸にとった第 (n) 令，または脱皮前の長さ (L_n) に対して縦軸にとった第 (n+1) 令，または脱皮後の長さ (L_{n+1}) を plot すると，多くの甲殻類において直線が得られた。この直線の方程式は，$L_{n+1}=aL_n+b$……(1)，である。ただし a，b は常数である。この式から長さと令期 (n) との関係を表わす次のような成長式が導びかれた。すなわち，$L_n=A\cdot a^n+B$……(2)。ただし A，B は次のようにして計算される値である。$A=\frac{L_1-b}{a}-\frac{b}{1-a}$，$B=\frac{b}{1-a}$。若し a=1 の場合には(2)式は，$L_n=L_1+(n-1)b$……(2′) となる。$L_1$ はひとつの直線で表わされる成長が始まる大きさである。

この直線はまた，$L_{n+1}-L_n=a(L_n-L_{n-1})$……(3)，と表わすことができる。すなわち，a は脱皮毎に成長量が変化する割合を示す指数で成長係数と名付けられた。b は成長量の大きさに関係する指数である。甲殻類における令期と長さとの関係は，その成長がこの方法で直線を示す限り，a，b および L_1 の三つの成長指数によって決まる。

甲殻類の成長様式は成長係数の値によって次の3つに大別し得る。

$a>1$，進行性等比成長 (Progressive geometric growth)

$a<1$，退行性等比成長 (Retrogressive geometric growth)

$a=1$，等差成長 (Arithmetic growth)

また(1)および(3)式から，$L_{n+1}/L_n=a+\frac{b}{L_n}$，および$\frac{L_{n+1}-L_n}{L_n}=a+\frac{b}{L_n}-1$，であるから，その甲殻類の成長がこの方法で直線をなす限り，成長比も成長率もともに大型個体ほど少さくなる。

2. 甲殻類の成長について従来発表された資料にもとずき，Hiatt の定差図法による解析を試みた。検討された種類は次の通りである。

CRUSTACEA

OSTRACODA (1) *Cyprinotus* sp.

COPEPODA (2) Nauplius (of 13 species)

MYSIDACEA (3) *Neomysis japonica*, (4) *Gastrosaccus vulgaris*.

ISOPODA (5) *Ligia oceanica*. (6) *Porcellio scabar*.

AMPHIPODA (7) *Gammarus chevreuxi*, (8) *Pseudoprotella phasma*.

EUPHAUSIACEA (9) *Thysanoessa inermis*.

DECAPODA

NATANTIA (10) *Penaeus setiferus*, (11) *Crangon vulgaris*, (12) *Pandalus kessleri*.

PALINURA (13) *Panulirus japonicus*, (14) *Panulirus argus*.

ASTACURA (15) *Homarus americanus*, (16) *Cambaroides japonicus*.

ANOMURA (17) *Paralithodes camtschatica*, (18) *Paralithodes brevipes*.

BRACHYURA (19) *Cancer magister*, (20) *Cancer pagurus* (21) *Carcinus meanus*, (22) *Xantho floridus*, (23) *Cycloxanthops novemdentatus* (24) *Eriocheir japonicus*, (25) *Pachygrapsus crassipes*, (26) *Hemigrapsus sanguineus*, (27) *Maia squinado*.

ARACHNIDA

XIPHOSURA (28) *Tachypleus tridentatus*.

3．実例による検討から次の事柄が結論された。第1に蓄養した個体の成長が Hiatt の定差図で直線をなす場合，その甲殻類の自然における成長も同様な規則性に従っている。ただし，成長指数の値は必ずしも一致しない。第2に幼生期，若年期（第1令 post-larva から性成熟まで），および成熟期（性成熟から生活史の終りまで）の成長はそれぞれひとつの直線で表わされ，普通，第1令 post-larva および性成熟に達する大きさにそれぞれひとつの変曲点がある。

4．蓄養個体の成長から得られる成長係数の値が必ずしも自然における成長と一致しないことについてその理由を考察し，正しい推定値を得る方法について検討した。

引　用　文　献

Abramowitz, R. K., & A. A. Abramowitz (1940): Moulting, growth and survival after eyestalk removal in *Uca pugilator*. Biol. Bull., **78**, 179–188.

Aoto, T. (1952): Sexual phases in the prawn, *Pandalus kessleri* Czerniavski, with special reference to the reversal of sex. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI. Zoology, **11** (1), 1–20.

浅野卯一郎(1942)：カブトガニの生活史．植物及び動物，10 (2)，120–124.

Bauchau, A.G. (1948): Phenomènes de croissance et glande sinusaire chez *Eriocheir sinensis* H. M.-Edw. Ann. Soc. zool. Belg., **79**, 125.

Bělehrádek, J. (1926): Influence of temperature on biological process. Nature, **118**, 117.

Broad, A.C. (1957): Larval development of *Palaemonetes pugio* Holthuis. Biol. Bull., **112** (2), 144–161.

Dawson, C. E. (1957): Studies on the marking of commercial shrimp with biological stains. U. S. Fish and Wildlife, special Sci. Rep., Fish. No. 231, 1–24.

Drach, P. (1939): Mue et cycle d'intermue chez les crustaces decapodes. Ann. L'Inst. Oceanogr., **19**, 103–391.

Fowler, G. H. (1909): Biscayan Plankton, Part XII, The Ostrachoda. Trans. Linn. Soc. London, Zool., **10**, 219. Cited by 伊藤 (1953).

Guyselman, J. B. (1953): An analysis of the molting process in the fiddler crab, *Uca pugilator*. Biol. Bull., **104** (2), 115–137.

花岡　資(1944)：Copepoda nauplius の脱皮成長．水産学報，**9**, 139–151.

花岡　資(1952)：独立生活橈脚類のノープリウスに関する研究．内水研報告，**1**, 1–36.

Harrison, R. J. (1940): On the biology of the Caprellidae. Growth and moulting of *Pseudoprotella phasma* Montagu. Jour. Mar. Biol. Assoc., **24**, 483–493

Hess, W. N. (1941): Factors influencing molting in the crustacean, *Crangon armillatus*. Biol. Bull., **81** (2), 215-220.

Hiatt, R. W. (1948): The biology of the lined shore crab, *Pachygrapsus crassipes* Randall. Pac. Sci., **2**, 135-213.

Hudinaga, M. (1942) Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. Jap. Jour. Zool., **10** (2), 305-393.

Huxley, J. S., & O. W. Richards (1931): Relative growth of the abdomen and the carapace of the shore-crab, *Carcinus maenus*. Jour. Mar. Biol. Assoc., **17** (3), 1001-1015.

石川　昌・大島泰雄(1951)：ニホンアミ *Neomysis japonica* Nakazawa の生活史について．日水会誌，**16** (10), 461-472.

伊藤　隆(1953)：陸水産橈脚類の自然集団における変異に関する研究．三重大水産学部紀要，**1** (3), 273-400.

梶田与之亮(1933)：本道産「たらばがに」の第2触角の関節数と最大背甲幅との関係．北水試旬報，(215)，5-6．

梶田与之亮・中島数一(1932)：鱈場蟹調査．北水試水産調査報告，27，1-163．

木下虎一郎(1934)：伊勢蝦の Puerulus と其後の変態に就きて．動雑，**46** (551), 391-399.

Knowles, G. W., & D. B. Carlisle (1956): Endocrine control in the Crustacea. Biol. Rev., **31**, 396-473.

Knudsen, J. W. (1959): Shell formation and growth of the California Xanthid crabs. Ecology, **40** (1), 113-115.

Koch, H. J. A. (1952): Eye-stalk hormone post-moult volume increase and nitrogen metabolism in the crab *Eriocheir sinensis* (M. Edw.). Meded. vlaamsche Acad. Kl. Wet., **14**, 3.

Kurata, H. (1955): The post embryonic development of the prawn, *Pandalus kessleri*. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., (**12**), 1-15.

倉田　博 (1960, a)：タラバガニの幼生と稚ガニに関する研究．III．幼生の生残りと発育速度とに及ぼす水温と塩分濃度の影響．本報告，(21)，9-14．

倉田　博 (1960, b)：タラバガニとハナサキガニの中間形幼生について．(印刷中)．

Lebour, M. V. (1926): The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth. III. *Thysanoessa inermis*. Jour. Mar. Biol. Assoc., **14** (1), 1-21.

Lindner, M. J., & W. W. Anderson (1956): Growth, migration, spawning and size distribution of shrimp *Penaeus setiferus*. U. S. Fish and Wildlife, Fish. Bull., 106, 555-645.

Lloyd, A. J., & C. M. Young (1947): The biology of *Crangon vulgaris* L. in the Bristol channel and Severn estuary. Jour. Mar. Biol. Assoc., **26**, 626-661.

MacDonald, R. (1927): Iregular development in the larval history of *Meganyctiphanes norvegica*. Jour. Mar. Biol. Assoc., **14** (3), 785-794.

MacKay, D. C. G., & F. W. Weymouth (1935): The growth of the Pacific edible crab, *Cancer magister* Dana. Jour. Biol. Bd. Canada, **1** (3), 191-212.

牧　高治(1935)：すきばどく蛾幼虫期の成長曲線に就て．日本学術協会報告，10，717-724．

Marshall, N. (1945): The molting without growth of spiny lobster, *Panulirus argus*, kept in a live car. Trans. Amer. Fish. Soc. 75, 267-269.

丸川久俊(1933)：たらばがに調査．水産試験場報告，(4)，1-152．

Matsudaira, C., T. Kariya, & T. Tsuda (1952): The study on the biology of a mysid, *Gastrosaccus vulgaris*. Nakazawa. Tohoku Jour. Agr. Res., **3** (1), 155-174.

三原健夫(1936)：鱈場蟹脱皮所要時間と成長に就いての一考察．北水旬，(325)，12-13．

Menzel, R. W. (1954): Marking of shrimp. Science, **121**, 446.

中村秀也(1940)：竜蝦の生態研究並にその保護に就いて (1)．水講報告，34 (1)，89-100．

Nicholls, A.G. (1931): Studies on *Ligia oceanica*. I. A. Habitat and effect of change of environment on respiration. B. Observations on moulting and breeding. Jour. Mar. Biol. Assoc., **17** (3), 655-705.

Olmstead, J. M., & J. P. Baumberger (1923): Form and growth of grapsoid crabs. A comparison of the form of three species of grapsoid crabs and their growth at molting. Jour. Morph., **38**, 279-294.

Pearson, J. (1908): *Cancer* in L. M. B. S. Memoirs on typical British marine plants and animals. London.

Przibram, H., & F. Megusar (1912): Wachstummessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. I. Länge und Masse. Arch. Entwickl. Mech. Organ, **34**, 680–741.

佐藤　栄(1958)：タラバガニの発育並びに漁業生物学的研究．本誌，(17)，1–110．

Scudamore, H. H. (1947): The influence of the sinus glands upon molting and associated changes in the crayfish. Physiol. Zoöl., **20**, 187.

Sexton, E. W. (1924): The molting and growth stages of *Gammarus*, with description of the normals and intersexes of *G. chevreuxi*. Jour. Mar. Biol. Assoc., **8** (2), 340–401.

Smith, R. I. (1940): Studies on the effects of eyestalk removal upon young crayfish (*Cambarus clarkii* Girard). Biol. Bull., **79**, 145–152.

Sutcliffe, W. H. (1957): Observations on the growth rate of immature Bermuda spiny lobster, *Panulirus argus*. Ecology, **38** (3), 526–529.

竹内彦四郎(1935)：「タラバガニ」調査報告書．農林省水産局．

Templeman, W. (1936): Local differences in the life history of the lobster (*Homarus americanus*) on the coast of the Maritime Provinces of Canada. Jour. Biol. Bd. Canada, **2** (1), 41–88.

Templeman, W. (1948): Growth per moult in the American lobster. Bull. New-foundland Govt. Lab., **18**, 26–48.

徳永雅明(1928)：家蚕幼虫期における頭部成長に関する考察．動雑，**40**, 229-237.

Travis, D. F. (1954): The molting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* Latreille. I. Molting and growth in laboratory-maintained individuals. Biol. Bull., **107** (3), 433–450.

内田俊郎(1941)：アヅキゾウムシの脱皮回数，成長比及び各令の発育所要日数について．植物及び動物，9 (10), 322–328.

Walford, L. A. (1946): A new graphic method of describing the growth of animals. Biol. Bull., **90**, 141–147.

Wallace, M. M., C. T. Pertuit, & A. G. Hvatum (1949): Contribution to the biology of the king crab. U. S. Fish and Wildlife, Fish. Leaf., 340.

Wilder, D. G. (1953): The growth rate of the American lobster (*Homarus americanus*). Jour. Fish. Res. Bd. Canada, **10**, (7), 371–412.

Williamson, H. C. (1903): Contribution to the life histories of the edible crab, *Cancer pagurus*, and of other decapod Crustacea: impregnation, spawning, casting, distribution, rate of growth. Rpt. Fish. Bd. Scot., **22**, 100–140. Cited by Hiatt (1948).

吉田　裕(1941)：北鮮産有用蟹類の生殖について．水産研究誌，**36** (7), 116–123.

タラバガニとハナサキガニの中間形幼生について

倉　田　　博

Last Stage Zoea of *Paralithodes* with Intermediate Form between Normal Last Stage Zoea and Glaucothoe

By

Hiroshi KURATA

Eight out of 371 last (fourth) stage zoeae of *Paralithodes camtschatica* and eleven out of 234 last (third) stage zoeae of *P. brevipes* both reared in the laboratory showed a definitely intermediate form and size in various body parts and appendages between the recognized last stage zoea and glaucothoe.

The intermediate last stage zoeae of both species, with a long rostrum, a laterally compressed shell-fold, long cylindrical abdominal segments and a fan like telson, resembled on the whole the respective normal last stage zoea. But anterior four pairs of pereiopod were much stouter than they were in the normal last stage zoea, and exopods of anterior four pairs of pleopod were more or less fringed with plumose setae which were never seen in the normal last stage zoea.

Closer examination in the external morphology of the intermediate last stage zoeae showed that the morphological deviations from the normal last stage zoea were most likely to occur in such parts as pereiopods, pleopods and endopods of the second antenna and the third maxilliped, in which the great progressive changes are to be introduced by the molting of normal last stage zoea. Next to thoes came parts such as rostrum and exopods of second antenna, in which only retrogressive changes are to occur. The least morphological deviations from the normal last stage zoea were seen to occur in those parts such as carapace, abdomen, mouth parts and first and second maxillipeds, in which reconstructions are to take place.

Glaucothoe produced by molting of the intermediate last stage zoea was intermediate in meta-morphosis between normal glaucothoe and first post-larva, and again first post-larva produced by molting of the intermediate glaucothoe showed an intermediate form between normal first and second post-larva.

この報告は，実験室で飼育したタラバガニ，*Paralithodes camtschatica*とハナサキガニ，*P. brevipes* の幼生にみられた中間形について，主にその外部形態を述べたものである。

両種の幼生の正常な変態過程については，それぞれ佐藤，田中（1949）および倉田（1956）によってすでに明らかにされた。すなわち，4期（タラバ）または3期（ハナサキ）のゾエアと1期のグロウコテとを経て成体形に達する。中間形がみられたのは，両種とも常に最終期ゾエアにおいてであった。

これらの中間形幼生が *Meganyctiphanes* (MacDonald, 1927) や *Palaemonetes* (Broad, 1957a) におけるように，自然においても比較的高い頻度で起っているかどうかは疑問である。したがって，この問題を直ちに幼生の成長や生残率と結びつけて考えることはできないが，甲殻類幼生の変態機構を解明するためのひとつの手掛りとはなるものと思う。

現在までに得られた中間形幼生はタラバガニ８尾，ハナサキガニ11尾である。これを同時に得られた正常な最終期ゾエアの数に較べると，前者では371尾中の2.2％，後者では234尾中の4.7％である。

本文に入るに先立ち，東北大学今井丈夫教授に，本報告の原稿作製に関して[illegible]有益な助言をいただいたことに対し，深く謝意を表する。

中間形最終期ゾエアの外部形態

タラバガニ

全体的な外観は第１図から一見して知られるように，正常な最終期ゾエアに非常に近い。すなわち，背甲は背側正中線に沿って稜線をもつ貝殻状で，額角は長く，腹角や背角の形も大体ゾエア期の特徴を保持している。ただし，背甲はやや角ばった感じで，かつ，多少とも棘を生じている例が多い。その数は３〜19本（正常なグロウコテでは普通22本）で，個体によって差がみられた。



Fig. 1. *P. camtschatica*: A, normal last (fourth) stage zoea; B, intermediate last stage zoea; C, normal glaucothoe.

中間形幼生の附属肢にみられた特徴は次の通りである。左右は大体相称であった。

第１触角…基節，内・外鞭はそれぞれ２〜３節し，内鞭先端に剛毛を生じている点で，かなりグロウコテの形に近い。しかし，ゾエア期の特徴である基節先端腹面の長い剛毛はどの個体でもみられた。

第２触角…外分肢は依然として長く，ゾエア期の特徴を保持しているが，内分肢は多少とも分節がみられ，先端に少数の剛毛を生じている例が多い。

口部附属肢…大顎と２対の小顎においては最終期ゾエアからの形態変異が認められなかった。ただし，第２小顎副肢の剛毛数は多少とも増えていることが多い。

顎脚…最終期ゾエアとほとんど違わない。ただし，第３顎脚内分肢だけは，４〜５に分節していることと，先端内縁に剛毛を生じている点において，すべての個体でグロウコテの方向への変異が認められた。

胸脚…中間形最終期ゾエアにみられた最も顕著な特徴は，５対の胸脚の内，前方の４対の不均合な発達である。そのため，第１図からも想像されるように，游泳中に肉眼でも一見して正常個体と識別できることが多い。特に第１対は正常な最終期ゾエアにおけるよりも，はるかに強大で棘を生じている。しかし，グロウコテの第１対に較べると特に掌部の発育が遅れており，棘数も少ない。第２〜５対の胸脚でも伸長の程度にグロウコテの方向への変異が認められた。

腹肢…前方の４対は，いずれも内・外分肢の基部からの分節がみられた。各分肢先端の[illegible]は，全くな

い例から，グロウコテと略同数の例まで，発達程度が個体によってさまざまであった。また，普通長さが短かく，かつ，不揃いである。

以上に述べた外部形態の観察で注目されたことは，第一に，中間形幼生には一定の決った形態はないことである。特に背甲と胸脚の棘数，腹肢外分肢の羽状剛毛数などは非常に変異の幅が広く，正常な最終期ゾエアに近い例からグロウコテに近い例まで，いろいろな発達段階がみられた。第二に中間形幼生を特徴づけている前記のような諸形質の変異は，同一個体で必ずしもその全部が同程度には起っていないことである。どの形質の変異が最も著しいかは個体によって違う。それは，ある個体では第2触角と腹肢であり，別の個体では胸脚と第3顎脚内分肢であり，また別の個体では第1触角と第3顎脚内分肢である。ただし，変異の程度が全般的に著しい個体では，どの形質でも大体同程度の変異がみられた。

なお，タラバガニの中間形最終期ゾエアは死亡率が高く，中間形になってから次の脱皮期まで生残った個体はなかった。したがって，その後の形態変化は不明である。

ハナサキガニ

全体的な外形は，タラバガニの場合と同様，常に正常な最終期ゾエアに近い（第2図）。背甲に棘を生じた例はなかった。ハナサキガニの中間形幼生にみられた特徴は，主に附属肢の形態にある。その詳細は次の通りである。左右の不相称は，一部の個体で，腹肢外分肢の羽状剛毛数にだけみられた。

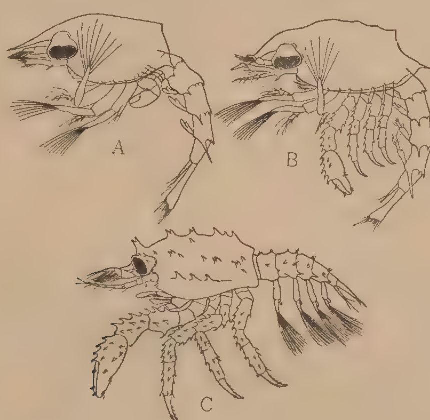


Fig. 2. *P. brevipes* : A, normal last (third) stage zoea ; B, intermediate last stage zoea ; C, normal glaucothoe.

第1触角…基節と外鞭には分節がみられ，グロウコテに近い例もあったが，多くは分節が不明瞭であった。

第2触角…内分肢は多少とも分節し剛毛を生じていたが，外分肢は常に長く，剛毛がありゾエア期の形を保持していた。

口部附属肢…第2小顎副肢の剛毛数がやや多い外は正常な最終期ゾエアにおけると同様である。

顎脚…第1・第2対は正常な最終期ゾエアにおけると変らない。第3対は内分肢が分節（4〜5）し，剛毛を生じている点に変異がみられた。この状態はどの個体でも同様であった。すなわち，他の附属肢の発達程度如何とは無関係に，第3顎脚内分肢には常に略同程度の変異がみられた。

胸脚…タラバガニの場合と同様，ハナサキガニ中間形幼生における最も顕著な特徴は前方4対の胸脚の不均合な発達である。第1表は中間形および正常最終期ゾエアとグロウコテについて，右側胸脚にみられた棘の数を示す。正常な最終期ゾエアの胸脚はいずれもまだ機能的でなく，棘は全くない。それに対して，中間形では少なくとも第1対に多少とも棘が生じている。第1対の発達程度は個体によって著しく違い，正常な最終期ゾエアとグロウコテとの間の種々の段階がみられる（第3図）。

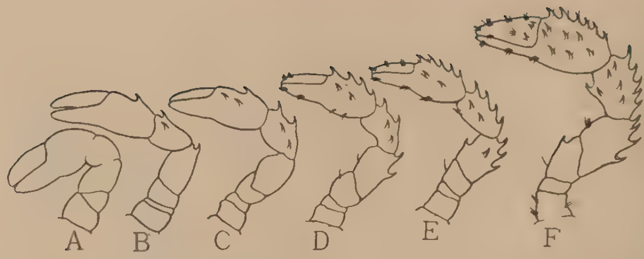


Fig. 3. *P. brevipes.* Camera lucida drawings of the right chelipeds showing the various degrees of development. A and F show those from normal last stage zoea and glaucothoe respectively and B–E those from intermediate last stage zoeae.

Table. 1. *P. brevipes* : number of spines on pereiopods.

Pereiopod	Normal last stage zoea		Intermediate last stage zoea		Normal glaucothoe	
	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean
I	0	0	6—33	17.8	40—49	44.2
II	0	0	0—15	4.7	35—41	37.2
III	0	0	0—14	3.0	33—40	36.0
IV	0	0	0— 9	1.8	33—40	36.9
No. of animal examined	10		11		11	

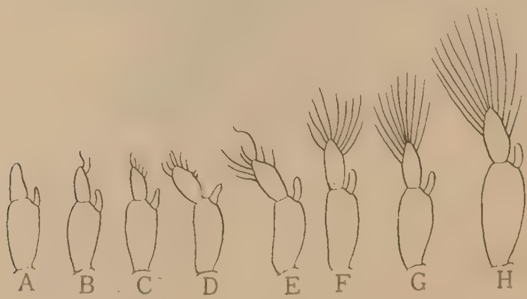


Fig. 4. *P. brevipes.* Camera lucida drawings of pleopods showing the various degrees of development. A and H show respectively those from normal last stage zoea and glaucothoe and B–G those from intermediate last stage zoeae.

また，棘の数だけについてみると，4対の胸脚は全部が一様には発達していない。すなわち，第1表から知られる通り，第1脚には普通かなり多くの棘が見られるが，第2～第4脚の棘数は第1脚の棘数から期待されるよりもかなり少ない。第1脚の棘数が15本以下では，第2対以後には棘はみられなかった。

腹肢…4対の腹肢にも相当不均合な発達がみられることは，タラバガニにおけると同様であった。そして，発達の程度はここでも個体によってさまざまである（第4図）。

以上に述べたところから，ハナサキガニの中間形幼生は，特にいくつかの附属肢の形態において，正常な最終期ゾエアとグロウコテとの中間的であることが明らかである。そして，この場合にも，中間形には一定の形態がないことも知られる。すなわち，特に胸脚や腹肢は正常な最終期ゾエアからグロウコテに到るまで

のあらゆる形態をとり得るように思われる。

ハナサキガニ中間形幼生のその後の形態変化

11尾中の1尾が中間形になってからさらに2度脱皮したので，その後の形態変化を観察することができた。その結果，中間形最終期ゾエアは，その後も矢張り中間形を生ずることが知られた。

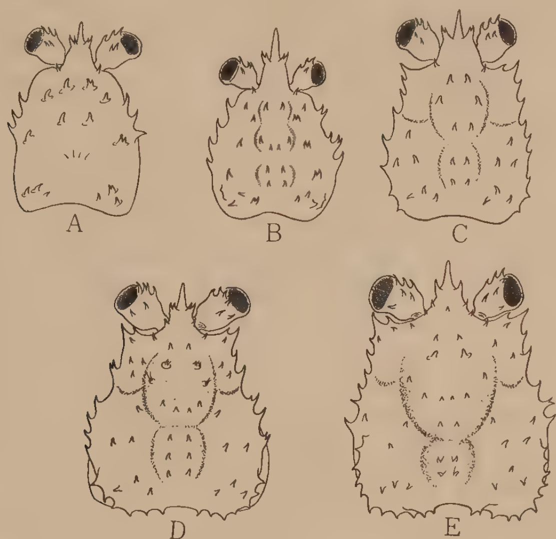


Fig. 5. *P. brevipes.* Dorsal views of carapace : A, normal glaucothoe ; B, intermediate glaucothoe ; C, normal first post-larva ; D, intermediate first post-larva ; E, normal second post-larva.

中間形最終期ゾエアの1回の脱皮によって生じた幼生（中間形グロウコテと呼ぶ）では，背甲は，正常なグロウコテに較べると側縁と心域の棘がより発達しているが，正常な第1期稚ガニとくらべると特に側縁の棘の発達が遅れていて，両者の中間的である（第5図，A—C）。さらに中間形最終期ゾエアの2回の脱皮によって生じた稚ガニ（中間形第1期稚ガニと呼ぶ）では，背甲後縁の棘の発達が正常な第1期と第2期稚ガニの中間的である（第5図，C—E）。

附属肢については，中間形グロウコテは次の点で正常なグロウコテと第1期稚ガニとの中間形を示した。

1．大顎副肢の先端内縁（形態学的には外縁）に5～6本の剛毛がある。（正常なグロウコテにはない。）

2．第1顎脚外分肢が分節し先端に剛毛を生じている。しかも，この剛毛はゾエア期にみられる羽状剛毛ではなく成体的な形質の剛毛（佐藤・田中，1949．によれば C_3 型）である。また基節内縁にも少数の剛毛がある。（正常なグロウコテでは，外分肢は単節で，剛毛はどちらにも全くない。）

その外，小顎基節内縁の剛毛数，第2顎脚内分肢の剛毛数なども正常なグロウコテよりいくらか多いようであるが，著しい差はない。腹肢の形態についても同様である。その他の附属肢では，もともとグロウコテ期以後ほとんど形態変化は起らないので，中間形グロウコテにだけみられる特徴はない。同様な理由によって，中間形第1期稚ガニの附属肢についても，それだけに特徴的な形態は認められなかった。

このように，ハナサキガニ幼生は一旦中間形を生ずると，その後の脱皮によっても（少なくともその後2回の脱皮に関しては）矢張り中間形を生じた。しかも，常に，始めに生じたのと同様，プロセテリー的な中間形であった。なお Templeman (1936) によれば，*Homarus* にみられた中間形幼生も，その後の脱皮によつてやはり中間形を生じた。

中間形最終期ゾエアの大きさ

タラバガニ

第2表はタラバガニの中間形最終期ゾエアと正常な最終期ゾエアおよびグロウコテについて，体各部と附属肢の長さの測定結果を示す。第2表によれば，中間形最終期ゾエアは背甲長においては正常な最終期ゾエアとほとんど違わないが，額角，腹部および尾節の長さは縮少していることが知られる。すでに述べたように，額角，腹部および尾節の形態は最終期ゾエアとほとんど違わないのであるが，長さが縮少していることは興味がある。これらはいずれも正常な最終期ゾエアの脱皮によって著しく縮少する筈の部分である。

また，胸脚と腹肢とは正常な最終期ゾエアよりも多少長く，これらの附属肢では形態の変異と長さの変異とは相伴って起っていることが知られる。

Table 2. *P. camtschatica* : lengths in mm. of body parts and appendages.

Parts or appendages	Normal last stage zoea		Intermediate last stage zoea		Normal glaucothoe	
	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean
Carapace	1.52—1.59	1.56	1.45—1.62	1.54	1.65—1.81	1.77
Rostrum	1.63—1.92	1.80	1.51—1.66	1.57	.67— .72	.69
Abdomen including telson	3.21—3.62	3.38	2.59—2.84	2.60	1.91—2.00	1.95
Telson	.88—1.10	.93	.70— .93	.73	.37— .45	.40
Cheliped (right side)	1.17—1.24	1.20	1.67—1.90	1.71	2.39 2.65	2.49
Propodite of pleopod I. (right side)	.30— .34	.31	.31— .39	.34	.38— .44	.41
No. of animal measured	10		8		10	

ハナサキガニ

第3表はハナサキガニの中間形最終期ゾエアと正常な最終期ゾエアおよびグロウコテの体各部および附属肢の測定結果を示す。外部形態に見られたと同様に，中間形幼生の各部分の長さは，多くの場合正常な最終期ゾエアとグロウコテとの間にあるが，むしろ最終期ゾエアに近い部分が多い。ただし，4対の胸脚は明らかに最終期ゾエアよりも長く，かつ，長さの範囲には分離がみられた。

Table 3. *P. brevipes* : lengths in mm. of body parts and appendages.

Parts or appendages		Normal last stage zoea		Intermediate last stage zoea		Normal glaucothoe	
		Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean
Carapace		1.47—1.91	1.57	1.57—1.76	1.65	1.23—1.42	1.36
Rostrum		1.23—1.47	1.32	.98—1.32	1.15	.54— .69	.56
Abdomen including telson		3.58—3.82	3.73	3.33—3.68	3.51	1.96—2.21	2.06
Telson		.80— .88	.85	.73— .94	.82	.44— .49	.47
Pereiopod (right side)	I	1.16—1.56	1.26	1.72—2.13	1.89	2.47—2.98	2.70
	II	1.02—1.22	1.19	1.36—1.87	1.60	2.55—2.79	2.68
	III	.99—1.19	1.14	1.33—1.68	1.49	2.01—2.72	2.47
	IV	.85—1.07	1.03	1.24—1.56	1.31	2.01—2.33	2.22
Propodite of pleopod (right side)	I	.24— .43	.29	.21— .38	.31	.49— .59	.52
	II	.24— .43	.29	.27— .36	.30	.48— .59	.50
	III	.24— .41	.28	.24— .34	.28	.43— .54	.46
	IV	.17— .29	.23	.19— .32	.24	.34— .44	.37
No. of animal measured		10		11		11	

中間形を生じた飼育条件

残念なことに，両種とも上述のような中間形幼生が生じた条件についてはほとんどわからない。なぜなら何時の場合でも，同一容器に多くの個体（普通，直径12cm，深さ15cmの丸型ガラス容器に50尾前後）を一緒に飼育していたので，たまたまその内の少数個体が中間形になったとしても，それらが同一容器の中で正常な経過をたどった他の多くの個体と，どのように違った条件にあったのかは全くわからないからである。

最初にタラバガニで得られた1例だけは多分高温が原因であったと考えられる。タラバガニ第1期ゾエアの適温の上限は大体12～13℃であるが，1953年に第1期ゾエアの始めから約15℃での飼育を試みた。その結果，20尾中19尾はすぐに死亡したが，1尾だけが生残って3回の脱皮を行ない最終期ゾエアになった。そのとき，この幼生は中間形であることが認められた。この個体の飼育条件が，別の容器で正常な経過を辿った他の個体の飼育条件と違う点は，認められた限りでは水温だけであった。

この1例以外はタラバガニでもハナサキガニでも，中間形はいずれも適温範囲内の飼育によって得られたもので，何が原因であったかは全くわからない。Broad (1957. b) によれば，*Palaemonetes* 幼生の発育は餌料条件によって著しい影響をうける。また，Templeman (1936) によると低温，低鹹または餌料不足などの悪条件で *Homarus* の幼生を飼育すると発育の遅れた中間形が生ずる。しかし，タラバガニやハナサキガニは何時も十分豊富な餌（生きた *Artemia* nauplii）を与えられていたから，中間形になつた個体だけが同一容器の中の他の多くの正常な個体と餌料条件が違っていたとは考えにくい。そしてまた，タラバガニやハナサキガニにみられた中間形が *Homarus* で見られた中間形と違う点は，後者が発育の遅れた中間形で，所謂メタセテリーの例であるのに反して，前者は発育が促進されて，ゾエア的な外形の中に部分的にグロウコテ的な形質が混ざっているという，形態的にも発生経過の面でも典型的なプロセテリーを示すことである。

タラバガニでもハナサキガニでもゾエアは約10℃では最終期に達するまで大体1週間毎に脱皮し，同時に孵化した個体間では脱皮間期の長さは変異が割合小さいから，多くの個体を一緒に飼育しても相次ぐ脱皮期が重なることは少ないので，脱皮殻の形態と，その数および生残個体数とから各個体の脱皮回数は間違いなく知ることができる。そして何時の場合でも中間形が生ずるのは決って最終期――タラバガニでは第4期，ハナサキガニでは第3期――ゾエアを生ずる筈の脱皮においてであった。それ以前の脱皮でグロウコテの形質が現われたことは今までのところ1度もなかった。また，中間形最終期ゾエアを生じた亜最終期ゾエアの脱皮殻をタラバガニでは3例，ハナサキガニでは4例得ることができたが，それらの形態を詳細に調べた結果，どちらの場合にも中間形最終期ゾエアは全く正常な亜最終期ゾエアから生じたことがわかった。

中間形を生ずる際には，その直前の脱皮間期が正常な個体よりもかなり長びくこともあり，特にタラバガニの中間形が生ずる際にしばしばみられたが，他の正常個体と変らないこともあり，逆に早期に脱皮した個体から生ずることもあって一定していなかった。

考　　察

すでに述べたように中間形幼生には決った形態はなく，正常幼生の形態からの変異の程度は個体によっていろいろである。したがって，中間形というよりむしろ所謂正常な形態も含めて最終期ゾエアの外部形態にみられる変異性という形で理解した方が妥当であるかも知れない。また，このような中間形の存在は，タラバガニやハナサキガニにおいては幼生の脱皮と発育とは別の機構によって支配されている可能性を暗示するものと考えられる。

中間形幼生が生ずる際の形態変異には，両種に共通して，ひとつの規則性が認められた。それは次のような事実である。すなわち，正常な変態過程では最終期ゾエアからグロウコテへの形態変化には，大別して発展的な変化と消極的な変化とがある　前者においては伸長，分節，棘または剛毛数の増大などがみられ，後者においては縮少，剛毛数の減少ないしは消滅が起るか，または単に形の変化が主体となる。そして，中間形幼生において正常な形態からの著しい変異がみられるのは，ほとんど発展的な変化をする部分に限られている（ただし，これらの部分の内，どれが最も顕著な変異を示すかは，すでに述べたように，個体によって

違う)。消極的な変化をする部分は，少なくとも得られた材料に関する限りでは，大体最終期ゾエアのままであり，著しい変異はみられない。例えば，額角，背甲，腹節および尾節の形，あるいは，口部附属肢，第1第2顎脚などがそうである。

このような規則性は，もっと細かい部分にまで認められる。例えば第2触角は，正常な変態過程では外分肢は極端に縮少して消極的な変化をするのに反して，内分肢は分節し剛毛を生じて発展的な変化をするが，中間形で変異が起るのは常に内分肢に限られ，外分肢はどの例でもゾエア期の形態をほとんどそのまま保持していた。全く同じ関係は第3顎脚の外分肢（消極的変化を行なう）と内分肢（顕著な発展的変化を行なう）との間にも認められた。

同じ規則性は中間形最終期ゾエアが脱皮した場合にもみられる。正常グロウコテの脱皮によってほとんどすべての部分で発展的変化が起るが，腹部（腹肢を含む）だけは消極的に変化する。そして，中間形グロウコテにおいて正常グロウコテからの形態変異がみられるのは腹部以外の部分，特に背甲棘数，大顎副肢，第1顎脚などである。腹部にはほとんど変異が認められない。

消極的な変化はさらに二つに細分することができる。第一は大きさが極端に縮少し何等の機能ももたなくなるまでに退化する変化であり，第二は大きさはあまり変らず,(恐らく機能の変化に伴なう）形の変化が主体となるものである。最終期ゾエアの脱皮に関しては，前者の最も顕著な例は第2触角外分肢であるが，その他額角，尾節末端剛毛などがあげられる。後者の例は背甲，腹部，口部附属肢，第1・第2顎脚などである。中間形の形態においてはこれらの部分はいずれも変異が少ないが，特に後者においてそうである。額角は多少とも縮少している例が多いし，尾節末端剛毛は長さが不揃いで何本かは非常に縮少している例も見られた。また，第2触角外分肢は，長さは正常な最終期ゾエアとほとんど差がないが剛毛を欠く例があった。これに対して，形の変化が主体となる部分は，どの中間形でも変異は極めて少なく，非常に安定していた。

結局，外部形態の変異は発展的な変化に最も起りやすく，単に退化するだけの変化がこれに次ぎ，作り変えを伴なう変化には最も起り難いという順位が見られる。そして重要なことは，このような順位は形態の「変化」に関して見られるのであって，そのような変化をする「器管」に固定的ではないということである。なぜなら，同一個体の同一器管(例えば大顎，第1顎脚)においても，消極的な変化を伴なう脱皮によっては正常な形態からの変異は起らないのに，発展的な変化を伴なう脱皮によっては変異を生じたからである。

摘　　要

1. タラバガニとハナサキガニとにみられた中間形最終期ゾエアについて，その外部形態の詳細を述べた。

2. 中間形最終期ゾエアの外部形態は，体各部および附属肢，特に胸脚と腹肢とにおいて，正常な最終期ゾエアとグロウコテとの中間的であり，形態変異の程度は個体によって差がある。

3. 形態の変異は発展的な変化に最も起りやすく，単に縮少，退化する変化がこれに次ぎ，作り変えを伴なう変化に最も起り難い。

4. 中間形最終期ゾエアの脱皮によって生じたグロウコテおよび第1期稚ガニは，ともに中間形であった。

引　用　文　献

1) Broad, A. C. (1957 a): Larval development of *Palaemonetes pugio* Holthuis. Biol. Bull., **112** (2), 144-161.

2) ——— (1957 b): The relationship between diet and larval development of *Palaemonetes*. Biol. Bull., **112** (2), 162-170.

3) 倉田　博 (1956): ハナサキガニの幼生について. 本報告,(14), 25-34.

4) MacDonald, R. (1927): Irregular development in the larval history of *Meganyctiphanes norvegica*. Jour. Mar. Biol. Assoc., **14** (3), 785-794

5) 佐藤　栄・田中正午 (1949): タラバガニ幼生に関する研究　第一報，形態学的考察. 北水試調査報告，(1), 7-24.

6) Templeman, W. (1936): Fourth stage larvae of *Homarus americanus* intermediate in form between normal third and fourth stage. Jour. Biol. Bd. Canada, **2** (4), 349-354.

北海道春ニシン食餌調査 (1949～'53)

竹　内　　勇

Food of Spring Herring (*Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes) in Hokkaido, Japan, 1949–'53

By

Isamu Takeuchi

This study in succession to the previous report (Motoda & Takeuchi 1949) is based on materials collected on the west coast of Hokkaido during the years from 1949 to 1953.

The principal organisms found in the herring stomachs were *Euphausia pacifica*, *Thysanoessa inermis*, *Calanus plumchrus*, *C. cristatus*, *Metridia lucens*, fish ova and fish larvae, similar to those reported in the previous paper. Coastal inhabitants, such as *Harpacticus uniremis*, mysids, cirriped nauplii and mollascan larvae (Bivalvia) were occasionally found in the stomachs of herrings which were taken in the coastal area.

Euphausiid was the most important food organism of herring as measured by volume, usually occupying 69–99 per cent of the stomach content throughout five years observations. The percentage of occurrence of this form in the herring stomachs was relatively higher in the northern area than in the southern area on the west coast of Hokkaido. *Calanus* was taken by herrings more abundantly in the southern area, i. e., in Rumoi and Shiribeshi localities, than in the northern area, and *Metridia vice versa*.

There was a tendency that in the years in which *Calanus* was taken by herrings in large number, the total landing of herrings on the west coast was poor, while in the years in which *Metridia* was taken in large number, landing of herring was large. This means that in the years in which cold water prevailed on the west coast, the migration of herrings extended farther to the southern area, resulting as a whole in a large catch on the west coast. In such years the herrings ate much more *Metridia* which is one of the real cold water forms, than in other years.

In 1952 the volume of stomach contents of herrings was comparatively poor compared with that of other years. The landing of herrings on the west coast in this year was very large. It is supposed that the concentration of herrings into large shoals might have made it difficult for individual herrings to obtain enough food. By examination of the growth curve in various year classes of herrings, it was found that the growth of herrings of every year class was apparently retarded during the period of 1952–53.

1. は　し　が　き

北海道西岸に春季産卵のため来游してきた春ニシンは，沿岸の建網および刺網によって漁獲されていたが（昭和31年まで沖合の底刺網漁業は禁止されていた），最近，数カ年間は産卵来游量が極度に減少し，ほとんど漁獲高は皆無に等しくなった。西海岸の不漁に伴い漁業は沖合の底刺網に転換し，オホーック海で約1万トン程度（1955～'59年）漁獲される現状となった。

ニシンの餌料および索餌習性については，Hardy (1924), Jespersen (1928, 1932, 1936, 1944), Weils (1936), その他多くの研究がある。胃中の餌料について経年的に調査した研究としては，Кун (1949 a) がダッタン沿岸北部において，1939年から1945年までの6カ年間に，6,846尾について調査しており，Покровская (1954 б) が1948年から1951年までの4カ年間に，同じくダッタン海域で5,448尾について調査し，また，Sarvage (1937) は North Sea において，1930年から1934年までの5カ年間広範囲に調査した。

筆者は1948年における北海道西岸の春ニシン餌料について断片的な調査を行ったが（元田・竹内1948），その後，経年的に餌料変化の様相を観察する目的で，1949年以降5カ年間にわたつて調査を継続してきたので，その結果を報告する次第である。

2. 謝　　辞

春ニシン調査に従事して，諸作業に協力された北海道区水産研究所所属調査船うしお丸，白鴎丸，大吉丸，第3探海丸，探海丸および北海道立水産試験場稚内支場所属調査船北鴎丸，並びに委託調査船として調査に協力された留萌開発漁業協同組合の蔵丸，神栄丸，金洋丸，梅丸，幸拓丸，留萌三泊漁業協同組合の弁天丸および増毛漁業協同組合の太洋丸の船長はじめ乗組員各位の労苦に対し厚く御礼を申上げる。

ニシンの餌料研究に深い関心と理解をもつて，現地で種々と便宜を与えられた留萌開発漁業協同組合長乳井善蔵氏に感謝する。

また，上記調査船，ならびに委託調査船に担当者として，長期間標本採集に協力された北水研北浜仁技官，丹羽和美技官，前技官酒井健氏および北水試苫米地洋文技師，近藤平八技師，ならびに北水試稚内支場高橋忠技師の諸氏に対して深謝する。

調査を継続するに当り，種々な便宜を与えられた北水試前稚内支場長今井晴一技師，北水研今田光夫技官，ならびにこの報告を取まとめるに当り，終始有益な助言と激励を与えられた北水試資源調査部長中野義見技師，北水研沿岸資源部長佐藤栄博士，ならびに北海道大学水産学部教授元田茂博士に謝意を表する。

3. 標本採集と分析方法

春ニシンの流網調査は，沖合において夜間ニシンの浮上する習性を利用して夕刻投網するのであるから，特殊な場合（魚探による探索が成功したり，ニシンが水面に跳び上っているのを目撃する場合）等を除いては，投網前に魚群を探して調査域を定めることは不可能である。したがって，調査標本数はニシンの来游量や来游の仕方により差異を生じ，また調査規模（例えば調査期間，調査船の数および使用反数等々）にも左右されることになる。5カ年間の資料採集は宗谷海域24点，留萌海域71点，後志海域21点となっているが，前述の理由で標本数や，その採集の仕方は毎年統一されたものではない（第1図）。各海域別，年度別の標本尾数は，第1表の通りで，合計3,242尾である。ただし，この中には，1950年留萌海域で神栄丸が底刺網を実施した際の標本258尾を含めてある。

各根拠地に帰港した調査船の漁獲物中より，50尾ないし100尾について，全長，体長，体重，性別を記録し，採鱗を行った後，その中から約30尾について，胃および幽門部を取出し1尾ずつ管瓶に入れ，ホルマリン固定液に浸漬した。

研究室では胃および幽門部を切開いて，内容物を取出して観察した。個体数を数えて後，排水容量を算出した。算出の方法は著者らの報告（元田・竹内1949）と同様に *Calanus plumchrus* を1としたときの各種生物の容積係数を使って，各々の個体に乗じて相互の量の割合を表現した。今回，さらに体形の測定から *Paracalanus* および *Pseudocalanus* を 0.1，*Eucalanus bungii bungii* を 1.0 として，新たに追加した。しかし，まれに見出された上記外の甲殻類および *Limacina helicina*, *Sagitta*, *Oikopleura* 等々は個体数の計算には入れてあるが，容積計算からは除外した。

餌料を量的に考察する際には，Hardy (1924) および Savage (1937) の表示した容量比は，個体数比と較べて Schizopoda, Amphipoda, 幼稚魚が若干目立っている程度であるが，少くとも栄養価値からいって，大まかに胃内容生物の組成は個体数比よりも容積比を以てあらわす方が適当と思われる。



Fig. 1. Positions from which samples of herring stomachs were collected, on the west coast of Hokkaido, chain lines indicated the demarcation of three areas.

Table 1. Total numbers of herring stomach collected in each area during the period 1949 to 1953.

Year / Area	1949	1950	1951	1952	1953
Sōya	—	197	52	78	220
Rumoi	488	951	313	84	265
Shiribeshi	—	419	145	30	—

Total 3,242

4. 胃内容生物の種類

胃中の生物体はいずれも多少は消化されていて，特に著しい場合は同定困難であるが，多数の標本を検鏡することにより，捕食後，間もないと思われる標本を発見することができ，下記に示す甲殻類20種，甲殻類以外の生物8種を記録することができた。

List of food organisms found in stomachs of herring

Crustacea	Crustacea Continued
**Calanus plumchrus*	Brachyura zoea
**Calanus cristatus*	Brachyura megalopa
Calanus tenuicornis	Cirripedia nauplius
Eucalanus bungii bungii	Cirripedia cypris
Paracalanus parvus	*Tanais* sp.
Pseudocalanus elongatus	Non-crustacea
**Metridia lucens*	*Fish ovum
Harpacticus uniremis	Fish larva
Microsetella norvegica	*Oikopleura* sp.
**Thysanoessa inermis*	Hydromedusae
**Euphausia pacifica*	*Limacina helicina*
Euphausiid larva	Mollusca larva
Mysidacea	*Sagitta* sp.
Themisto japonica	Phytoplankton
Gammariid Amphipoda	*Coscinodiscus* spp.

*Commonly found

1. Copepoda：Copepoda 9種類中 *Calanus plumchrus, C. cristatus* および *Metridia lucens* は重要なものである。*Eucalanus bungii bungii, Paracalanus parvus, Pseudocalanus elongatus* は前記の種についで，しばしば見出される。*Harpacticus uniremis* は距岸3～4浬で漁獲されたニシン胃中に見られることが多い。*Calanus tenuicornis* は1950年3月18日の留萌海域の標本2尾中に1個体ずつみられたにすぎない *Microsetella norvegica* は1953年4月3日の留萌海域で3個体発見されたのみである。

2. Euphausiacea：*Thysanoessa inermis, Euphausia pacifica* はニシン餌料として重要な種類であり，天売島，焼尻島近辺ではおもに3月末から4月初めにかけて，毎年のように夕刻海面近くに浮上しているのを目撃することができる。また，この Furcilia および Cyrtopia 幼体も胃中に稀にみられる。

3. Mysidacea：Mysidacea は1950，1951年の4月中，下旬に沿岸3～4浬で漁獲されたニシン1尾中に3～53個体みられた。

4. Amphipoda：一般に見られる種は *Themisto japonica* であり，大型の Gammariid Amphipoda は1951年4月21日の留萌海域のニシン1胃中にわずか1個体みられた。

5. Decapoda：Decapoda の zoea および megalopa 幼体は各海域で3～4月中，大体1胃中1～2個体みられただけである。

6. Cirripedia：Cirripedia の nauplius 幼体は3月下旬から4月上旬，cypris 幼体は4月上旬から中旬にかけて，主に距岸数浬で漁獲されたニシン胃中にみられた。

7. Isopoda：*Tanais sp.* は1949年留萌海域の沿岸で漁獲されたニシン2胃中にそれぞれ1個体ずつ見出されたのみである。

8. 魚類：魚卵は胃内容物として比較的重要な位置を占めている おもにカレイ類の浮游性球形卵と思われるが，沿岸近くで漁獲されたニシン胃中には，ニシン卵も発見された 幼稚魚はイカナゴ（*Ammodytes personatus*）の稚魚が多く，その他沖合に浮游しているカサゴ類の稚魚もみられた。

9. Appendicularia：*Oikopleura* sp. は1950年3月18日留萌海域の漁獲ニシン1尾中に1個体見出された。

10. Hydromedusae：1950年3月16日，宗谷海域のニシン1胃中3個体みられた *Aglantha digitale* と思われる。

11. Mollusca : *Limacina helicina* は各海域のニシン胃中に普通みられる種で，Bivalvia の幼体は1953年4月6日留萠海域の漁獲ニシン1尾に3個体捕食されていた。

12. Chaetognatha : *Sagitta* sp. は通常1尾に10個体程度含まれていることが多いが，1953年3月22日留萠海域の漁獲ニシンには，30尾中，半数のニシンに含まれており，最高1胃中に187個体も摂食されていた。*Sagitta elegans* と思われる。

13. Phytoplankton : *Coscinodiscus* spp. は詳細に検鏡することによって発見されるようになり，1952年，1953年のニシン胃中から記録され，また，1952年4月4日，後志海域の漁獲ニシン1胃中に10群体含まれていた。

そのほか，ニシン，ホッケ等の鱗がみられたが，摂食の際，たまたま口中に入ったものと思われる。また，1949年の留萠海域で4月10日の漁獲ニシンの50尾中，4胃には小石や硝子片が含まれていた。

5. 胃内容物組成の地域別・年度別の差異

胃内容生物の容積相対比を各海域別・年度別に示すと第2図のようになる。図において Euphausiacea はどの海域のどの年の胃内容物組成中にも約70％ないし99％の高率を占めており，ニシンにとっては不可欠の餌料となっていることがわかる。

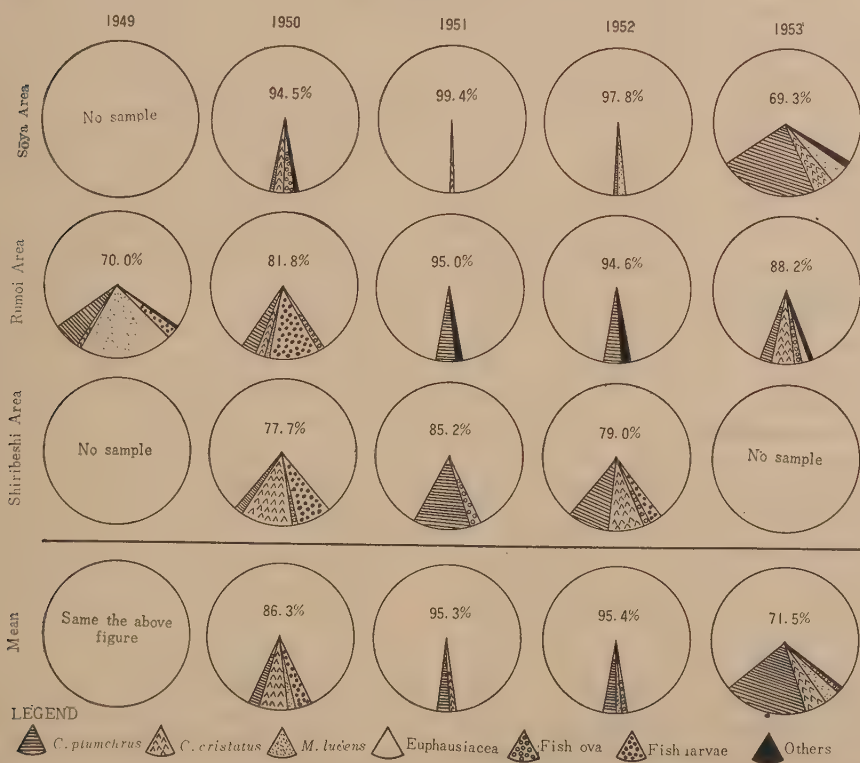


Fig. 2. Percentage composition in volume of food organisms in herring stomach in three areas, 1949–53.

宗谷海域の4カ年間を比較すると，1953年では Euphausiacea 以外の餌料が高率を占め，その中でも *Calanus plumchrus* が卓越し，*C. cristatus, Metridia lucens* もみられる。1950年は *C. cristatus* と魚卵がわずかに認められた。しかし，1951年，1952年の両年はともに Euphausiacea が97％以上を占めている。

留萌海域では1949年が特異で，*M. lucens* が比較的多く，1950年では幼稚魚が目立っている。*C. plumchrus* は5カ年間を通じて最も変化が少ない。1951年および1952年はほとんど胃内容生物が類似しているようにみえる。

後志海域は1949年および1953年の資料はないが，上記の2海域に比べると，Euphausiacea 以外の餌料生物の占める割合は比較的高く，しかも，*C. plumchrus* および *C. cristatus* の役割が大きい。1950年は留萌海域と同様，幼稚魚が8％を占めていた。

全海域を総合すると第2図下方に示したようになる。ただし，1949年は宗谷，後志海域は資料がないので含まれていない。*C. plumchrus* については1953年が5カ年間中優位を占め，他の3カ年は，ほぼ同率を示している。全餌料生物の組成からみて，1950年と1953年および1951年と1952年は，それぞれ類似した年といえよう。

各年毎に海域別に見ると，1950年から1953年までは，Euphausiacea の占める割合が，北方ほど高く，南方ほど低くなっている傾向がうかがわれる。

6. 重要餌料種の摂餌量の年度別・海域別変化

年度別および海域別に，それぞれ30胃中の前記重要種4種（Calanus plumchrus, C. cristatus, Metridia lucens, Euphausiacea）の容積を別々に，前記の容積係数を用いた容積比（％）から求め，5カ年間の平均に対する各年の増減を＋－の符号で附した（第2表）。

Table 2. Volume of four important organisms in the herring stomachs in various areas 1949–53 (Volume in 30 stomachs in cc).

	1949	1950	1951	1952	1953	Mean
1. Euphausiacea						
Sōya	—	36.9(−)	94.5(+)	23.1(−)	48.2(+)	40.5
Rumoi	33.6(−)	92.0(+)	119.1(+)	46.8(−)	51.5(−)	68.6
Shiribeshi	—	66.8(+)	30.7(+)	4.9(−)	—	20.5
2. *Calanus plumchrus*						
Sōya	—	0.2(−)	0.1(−)	0.1(−)	14.6(+)	3.0
Rumoi	2.7(−)	3.3(+)	4.8(+)	1.9(−)	1.5(−)	2.8
Shiribeshi	—	3.3(+)	4.4(+)	0.5(−)	—	1.6
3. *Calanus cristatus*						
Sōya	—	0.6(−)	7.7(+)	0.0(−)	3.1(+)	2.3
Rumoi	0.1(−)	15.2(+)	0.8(−)	0.2(−)	2.9(−)	3.8
Shiribeshi	—	15.2(+)	0.0(−)	0.5(−)	—	3.1
4. *Metridia lucens*						
Sōya	—	0.0(−)	0.1(−)	0.3(−)	3.1(+)	0.7
Rumoi	10.4(+)	0.0(−)	0.1(−)	0.3(−)	0.5(−)	2.3
Shiribeshi	—	0.1(+)	0.0(−)	0.0(−)	—	0.02

Euphausiacea は1951年には各海域とも平均を上廻っているが，翌年の1952年は反対に下廻っている。また，平均容積は留萌海域が最も高く，後志海域の約3倍，宗谷海域は後志海域の約2倍に達している。

Calanus plumchrus は1952年は各海域とも平均を下廻っている。1950年および1951年の留萌・後志海域はともに平均を上廻っていた。1953年の宗谷海域は特に卓越しており，その結果，各海域毎の平均値は北方ほど高くなっている。

C. cristatus は1951年の宗谷海域，1950年の留萌・後志海域のように，時折多量に捕食されている結果 *C. plumchrus* より平均値は高い傾向を示している。

Metridia lucens は栄養の点からは，さほど重要とは思われないが，1949年に大量に捕食されているのが

特異である。

以上を総合的に観察すると，1952年は特に栄養となる餌料摂取の状態が5カ年間中，最も悪く，その次は1949年と思われる。

7. 考　　　察

西欧のニシンの餌料については，多くの研究者が述べているように，ニシン成魚は沖合においてプランクトン（おもに Copepoda, Euphausiacea, Amphipoda, カニ類幼生，魚卵，幼稚魚等々）を摂食している。また，ニシン幼魚は成魚と比較してより小型の動物プランクトン（小型の Copepoda, Dinoflagellata, Ciliata) のほか，Diatom も摂食していることが報告されている（文献前記)。

太平洋ニシンの餌料については，山口（1926），元田・酒井（1941）および元田・竹内（1949）は Copepoda（特に *Calanus*），Euphausiacea，その他数種を認めた。また，ソ連邦では Кун (1949 a) が産卵ニシンおよび索餌ニシン 6,848 尾を調べた結果，餌料生物は Copepoda 18種をはじめ，Cladocera 2種，Cirripedia 6種，Amphipoda 6種，Euphausiacea 3種，Decapoda 4種，Cumacea 1種，Mysidacea 1種，Vermes 4種，Mollusca 4種，Appendicularia 3種，魚類7種のほか，海藻2種を含めた50種以上を報告している。Покровская (1954 б) は Euphausiacea の幼体も含めて20種以上をニシンの食物として記録している。ニシン幼魚および稚魚の餌料については Покровская (1954 a, 1955) がサハリン南西岸海域で調査し，幼魚は Harpacticus (17～90%)，小型の Mysidacea (41～65%)，Amphipoda の *Corophium* sp. (40%)，その他小型の Copepoda (*Acartia longiremis, Pseudocalanus elongatus, Paracalanus parvus*), Polychaeta, Euphausiacea, Cumacea を発見し，また稚仔魚（体長6～24.9mm）の餌料としては小型の Euphausiidae, Copepoda nauplius, Copepoda の卵等を記載している。

本報告に取扱った標本はすべて，産卵のため来游した成魚であるが，接岸前後には沖合で索餌し，その餌料は前述の諸研究のように，Copepoda, Euphausiacea をはじめ，浮游性魚卵，幼稚魚が主体であった。しかし，距岸3～4浬の沿岸で漁獲されたニシンの場合（特に底刺網）には，Cirripedia nauplii および Cypris 幼体，二枚貝の幼体，*Harpacticus uniremis*, Gammariidae のような沿岸域に棲息するプランクトンが混食されている場合が多い。したがって，Покровская (1954 б) のように沿岸域をも含めて広範囲の標本を取扱った結果と一致している。また，前述のように1949年には小石も見出され，全く底棲性の *Tanais* sp. も摂食されていたが，環境の差によるもので，直ちに環境餌料の不足によるとは断定できない。

今回の調査によると胃内容生物組成では，Euphausiacea が圧倒的に優位を占めるが，地理的の差があり北海道西岸の北方水域ほど高く，南方水域ほど低い比率を示した。また，他の餌料生物体は南方に目立って出現していた。Кун (1949 a) はダッタン海峡において，5月から9月までの調査期間中，9月には Euphausiacea が高率を示したことを報告している。Покровская (1954 б) の5，6月の胃内容生物組成図では，北方の Холмск 海域では Euphausiacea 南方の Монерон 島海域では *Calanus* の占める割合が高く，中間の海域の Горнозаводск は両者の中間型の餌料内容物を示している。したがって，北海道西岸 *Calanus* を含む水塊が5～6月には北上して，Монерон 島海域まで到達し，*Calanus* の胃中における高率をもたらしたものと推定されよう。

胃中生物各種の混合割合比を，年度別，海域別の個体数比で第3図に示すと，*Calanus plumchrus* は留萌・後志海域では1951年を中心にその前後の年には比較的高率を示しており，*Metridia lucens* は各海域を通じて，1952年および1953年に顕著な出現がみられる。これら生物のうち *Metridia lucens* は北方からの冷水中に分布するのが普通であるから1952年および1953年は寒流水塊の南部への拡張の強かったことを暗示している。この様相を3月上旬の表面水温から眺めると，第4図に示したように，1952年および1953年は，他の年に比べて4℃台の水が比較的南方まで張り出しており，*Metridia lucens* の胃中における高率（20%）を示したことと一致している。しかし，1949年の資料は留萌のみであるが，*M. lucens* が極端な高比率（84.3%）を示していた。これは，雄冬岬沖合における寒流系低鹹中間水の潜入（福富，その他，1950）の影響が強かったのではないかと想像される。

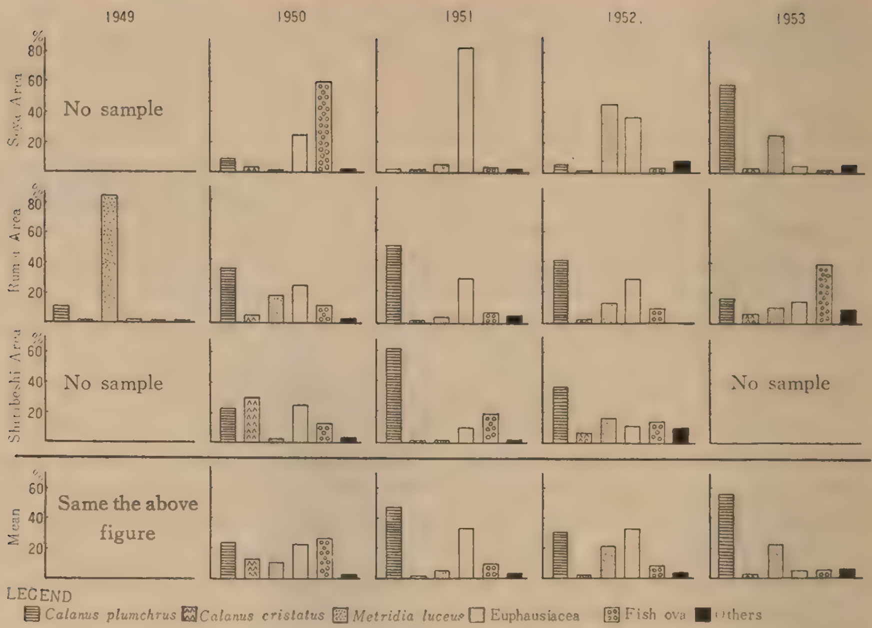


Fig. 3. Percentage composition in number of food organisms in herring stomach in three areas, 1949–53.



Fig. 4. Surface isotherms in the first ten days of March in 1949–53, and them of mean of past years.

Savage (1937) は摂餌量と漁獲量の関係を論じ，英国のニシンの胃内容物は1932年および1933年には，概して平均以下の摂餌量であり，1930年および1931年は各時期とも比較的平均量を上廻っていた。彼はこれを

次のように説明している。餌料価値の高い *Calanus* および *Oikopleura* が春季ニシン漁場に運ばれてくる時期の早晩と，その量の多寡によるとし，1952年のように，これらの餌料生物が春季早く，しかも多量に運ばれてきた年は North Shield 沿岸のニシンの漁獲量も多いという結論に達した。しかし筆者の場合は，第2表と第3表をみると明らかなように，かならずしもこのようなことはなく，摂餌量は，魚群密度と餌生物の相対的な関係や，索餌の仕方によって変化することが指摘される。この方向の精しい研究は今後の課題であろう。

Table 3. Landing of spring herring on the west coast of Hokkaido by gill and set nets (Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.).

(Unit : Koku, 1 Koku…0.75 tons)

Area \ Year	1949	1950	1951	1952	1953
Sōya	100,562	89,735	71,187	150,080	105,038
Rumoi	109,362	80,003	93,576	150,328	166,082
Ishikari	24,332	31,066	27,861	24,603	38,714
Shiribeshi	442	11,350	30,715	4,773	24
Abashiri ※	2,730	921	778	21,734	248
Total	237,408	213,075	224,117	357,518	310,106

※ (North east coast Hokkaido)

なお，この報告で扱ったのは産卵直前のニシンの摂餌についてであり，全生涯乃至発育段階毎の摂餌についてではない。したがって生長の問題に関連しての正しい考察はできないが，一応，各年令別，発生年級別の平均全長を画いて，生長の年変動を比較してみると第5図の如くなる（北水研，北水試，1955 年 資 料 より)。この図では，何れの年級も1953年に比較的顕著に生長が停滞したことがみられる。仮りに餌生物の生産

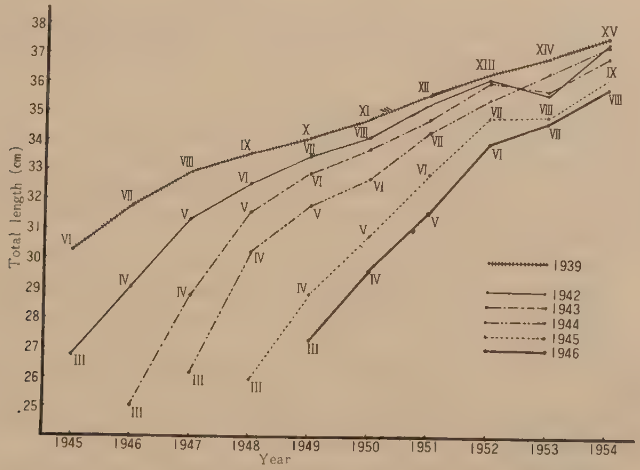


Fig. 5. Curves of mean total length by age of each hatching year class, 1945–54.

量が，調査の5カ年間にあまり変化せず，かつ前年の餌料と，その転換効率が生長に特に影響するとすれば，1952年度の沿岸漁獲量が多くならねばならないはずである。事実1952年は5カ年間を通じて沿岸漁獲量は最多であつた。

しかしこの問題は，前述の仮定がはっきりしていないので現象的に一致しただけで結論は勿論下せないけ

れども，生長から繁殖，そして死亡に至る動態研究の今後の方向や問題点をある程度示唆しているとみることができよう。

8. 要　　　　約

1949年から1953年までの5ヵ年間，北海道西岸において，春季沖合の流網および底刺網で漁獲されたニシン3,242尾の胃内容物について調査を行った。

1. 春ニシンの餌料を構成している生物のおもなものは，*Euphausia pacifica, Thysanoessa inermis, Calanus plumchrus, C. cristatus, Metridia lucens* および魚卵，幼稚魚等であった その他量的には少ないが沿岸性の *Harpacticus uniremis*, Mysidacea, Cirripedia 幼体および二枚貝の幼体のようなものも，しばしば見出された。

2. 胃内容生物の容積比の経年変化は第3図で明らかなように Euphausiacea が圧倒的比率を占めており，北方の宗谷海域ほど高率で，南方の後志海域程低率であった また，逆に南方では Euphausiacea 以外の *Calanus plumchrus, C. cristatus* および幼稚魚が比較的高率であった 年度別にみると，留萌以北の海域では1951年および1952年の Euphausiacea が94%以上の高率を占め，留萌海域では5ヵ年間を通じて，ほぼ安定した容積比を示していた このような胃中における餌料の組成比の変化は，北方海域では寒流系の水の影響を受け易く，また，留萌海域沖合に例年現われる低鹹中間水の流入状態と対比される。

3. 胃内容物中に *Calanus* が高率を占めた年は，北海道西岸ニシンの沿岸漁獲高は少なく（1950，1951年），*Metridia* が出現した年には沿岸漁獲高は多くなっていることが示されてる（1952，1953年）。北方冷水性である *Metridia* は，ニシン来游に都合のよい寒流系の優勢を示すものである。

4. 沿岸漁獲高が多い年には，ニシンの摂餌量が低下する傾向がみられた。過度に密集した魚群においては，個々の魚は摂餌が不十分となるためであろう。

9. 文　　　　献

1. 福富孝治・その他（1950）：北部日本海深海魚田調査報告，北部日本海深海魚田調査協会．
2. Hardy, A. C. (1924)；The food and feeding habits of the herring. Min. Agric. Fish., Fish. Invest., Ser. II, 7 (3) London.
3. 北水研・北水試（1955）：北海道春ニシン統計資料（1）．
4. 北水試・北大水産学部（1957）：北部オコツク海域油ニシン漁業開発調査報告，北水試．
5. 北水試（1958）：北部オコック海油ニシン漁業開発調査報告，北水試．
6. 石田昭夫（1952）：ニシン漁業とその生物学的考察，水産庁調査研究部漁業科学叢書，（4）．
7. Jespersen, P. (1928)：Investigation on the food of the herring in Danish water. Medd. Kom. Dan. Fisk. Havund., Ser. Plankton, 2 (2).
8. ———, —.(1932)：On the food of the herring in Icelandic waters. Ibid., 2 (3).
9. ———, —.(1936)：The food herring in the water round Bornholm. Ibid., 3 (2).
10. ———, —.(1944)：Investigation on the food herring and the macroplankton in the water round the Faroes. Ibid., 3 (7).
11. Кун, М. С. (1949 а)：Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива. Изв. ТИНРО 29.
12. ———, —.(1949 б)：О зимнем питании молоди сельди в Амурском заливе зал. Петра Великого. Изв. ТИНРО 31.
13. ———, —.(1951)：Распределение планктона и питание сельди в северной части Охотского моря. Изв. ТИНРО 35.
14. 元田茂・酒井健（1941）：春鰊の餌料，北水試月報，3（9—10）．
15. 元田茂・竹内勇（1949）：春鰊食餌調査（昭和23年度）．北水試研究報告．（1）．
16. Панин, К. М. (1951)：Распределение нагульной сельди у восточного побережья Камчатки Изв ТИНРО 34.
17. Покровская, И. С. (1954 а)：Питание молоди сельди у юго западного побережья Сахалина Изв. ТИНРО 39.

18. ———, —. (1954 б) : Питание тихоокеанской сельди в юго-восточной части Татарского пролива. Изв. ТИНРО 41.

19. ———, —. (1955) : Питание личнок сельди у юго–западного побережья Сахалина. Изв ТИНРО 43.

20. Savage, R. E. (1937) : The food of North Sea Herring 1930–34. Min. Agr. Fish., Fisher. Invest. Ser. II, 15 (2).

21. Weiles, G. H. (1936) : Food of *Clupea pallasii* in southern British Columbia waters. Journ. Biol. Bd. Canada, 1.

22. 山口元幸 (1926)：鰊習性に関する調査.（第2冊）,北水試水調報. 18.

海洋におけるサケ・マスの天敵ネズミザメに関する1959年の調査

佐 野 蘊

The Investigation of Salmon Shark* as a Predator on Salmon in the North Pacific, 1959

By

Osamu SANO

As an important cause of the natural mortality of salmon in the ocean period of its life, its relationship with natural enemies needs to be clarified. The writer previously suggested that, besides seals, sea lions and other sea animals, salmon sharks need attention as predators on salmon at sea, and proposed that investigations be made on this subject.

Meanwhile, at the third session of the Japan-Soviet Northwest Pacific Fisheries Commission held in Tokyo in 1959, it was decided that more investigation and research should be made on how salmon is affected by such harmful fishes and sea animals.

Under these circumstances a survey on the predatory activity of salmon sharks on salmon was conducted on a systematic basis for the first time in 1959, in Aleutian waters during the salmon fishing season. Findings in this survey were combined with already known facts to provide biological information on salmon sharks. In the present paper, some aspects are discussed of the biology of the salmon shark.

It was confirmed that salmon sharks migrating round to the Aleutian waters——considering the manner in which they appear as well as their distribution, food habits, etc.— are prey-seeking groups having food chain connections in time and space with the life of salmon over a fairly long period. It was suggested that these vital relations between salmon sharks and salmon have much to do not merely with the fact that the sharks are consuming much salmon similar to the quality of commercial catches but also with the slash marks on the salmon which may have escaped shark's attacks.

In view of the characteristic behavior of salmon sharks in the Aleutian waters, it is now clear that, besides such sea animals as seals and sea lions, salmon sharks as natural enemies of salmon cannot be ignored if the ecology of salmon, whether in feeding migration or spawning migration, is to be correctly understood. In the future, it is essential to continue efforts for the better understanding of the relationship between salmon and its natural enemies and the ecology of the natural enemies themselves in order further to explore the question of the natural mortality of salmon, an important factor affecting the abundance of salmon stock.

は し が き

サケ・マスの生態的地位を検討することによって，自然減耗を理解しようとする一つの側面に，サケ・マスの食害生物に関する生物学的課題が考慮される。既に，筆者はオットセイ，アザラシ等の海獣類と共にネズミザメ（俗称：モウカザメ） *Lamna ditropis* HUBBS et FOLLETT が海洋におけるサケ・マスの食害生物として無視できない存在であることを示唆し，このことに関して調査を行うことを提唱してきた（佐野，

* Salmon shark ; *Lamna ditropis* HUBBS et FOLLETT.

1959 a)。

また一方では，北西太平洋日ソ漁業委員会第3回会議（1959，東京）において，日ソ両国は“害魚およびその他の海洋動物のサケ・マスにおよぼす影響に関する問題について，調査研究を強化する”ことを決定した。

こうした背景のもとに，1959年サケ・マス漁期中にアリューシャン海域において，ネズミザメのサケ・マスにおよぼす食害に関する調査が，北洋調査（国際漁業生物調査）の一環として，はじめて組織的に実施された。この調査で得られた結果は，それまでに知られたネズミザメに関する生物学的知見と綜合し“海洋生活期におけるサケ・マスの害魚，特にネズミザメについて”（水産庁，1960）として，既に記録された。しかし，この記録は一般に広く公開されていないので，ここに1959年度に行った調査の概要を記述し，あわせて若干の論議を加えて報告することにした。

この調査を実施するに当っては，機会を与えられた水産庁調査研究部，北水研沿岸資源部，また種々便宜を図られた北洋各母船会社，ならびに現場において資料の収集に尽力下された生物調査船調査員，母船監督官，会社関係者をはじめ非常に多くの方々の配慮と助力を得た。ここに記し，それぞれ深く謝意を表する。

調　査　方　法

海洋生活期のサケ・マスを中心とした食物環のうち，捕食生物としてかなり重要性が高かろうと示唆された“サケ・マス――ネズミザメ”の一つの連鎖における両生物の生態学的関係度合の究明につとめることを，この調査の目的とした。

北西太平洋に棲息しサケ・マスと関連するネズミザメ（以下文中において単にサメと記述する）には，アリューシャン海域の北方系と，本州東北，北海道沖合太平洋域の南方系の二つに大別できる異なる洄游集団の存在が推定される（佐野，1959 a)。

このうち5月から8月にかけてアリューシャン海域を中心に，サケ・マスの洄游と関連をもつと考えられるサメ洄游集団を，調査の主対象にした。

1959年には次に示すような調査が実施された。

1. 母船式サケ・マス流網漁業で混獲されたネズミザメの数量に関する資料の収集

記録は，船団ごとに操業期間中に，(a)月日，母船正午位置，操業海区，(b)操業独航船数，(c)延投網反数，(d)サメ混獲独航船数，(e)混獲サメ尾数，の各項目について行われた。

1959年漁期に出漁した16船団の延船団操業回数の87％，計20,518隻の独航船で，流網にてん絡確認された総計6,746尾の混獲資料について分析検討した。これは船団ごとの1操業を基本単位として，旬別に緯度2度×経度5度区画の漁区ごとに，次の二つの指数を求めた。結果は第1表に記した。

(A)　独航船1隻，1日当り平均混獲サメ尾数

(B)　操業船に対するサメ混獲独航船の割合

2. サケ・マス流網に混獲されたネズミザメの魚体および胃内容物調査

標本船団および一部の船団において，混獲されたサメのうち，248尾の魚体測定と859尾の胃内容物調査を実施した。調査項目，(a)魚体測定――性別，頭長，体長，全長，体重の計測，(b)胃内容物調査――胃の中の餌の有無，餌のあるものについては種類と数量および消化状態の記録。結果は第2表に記したように要約される。

筆者はこの標本船団の一つA丸に乗組み，各種の調査を行い資料を収集した。

3. サケ・マス生物調査船でのネズミザメ混獲の記録

北西太平洋で流網操業をもって行動した水産庁関係の調査船6隻で，サケ・マス以外の混獲生物の記録が行われ，この資料を検討した。

4. ネズミザメ延縄調査船第8太成丸による調査

直接的には北洋母船協議会の企画として推進され，調査官として北水試遊佐技師* が乗船し，北太平洋お

* 現在，水産庁東北海区水産研究所八戸支所

よびベーリング海において6月上旬～7月中旬の期間で延23回の試験操業と，サメ30尾の生物学的調査を行った。調査結果は既に別途"昭和34年度第8太成丸調査船による北太平洋およびベーリング海ネズミザメ調査報告"として取りまとめられ，公表された。

アリューシヤン海域におけるネズミザメの分布，洄游

1. サケ・マス流網によるネズミザメの混獲率

北洋におけるサケ・マス独航船は，通常1隻当り1回の操業で10～15km（標準流網264～330反相当）の網を海中に浮設する。この流網がサメ洄游群におよぼす有効圏は，どれくらいか不明である。また流網にてん絡したサメの数量は，適正な漁具による漁獲に比べて，極めて低いものと想定される。しかしこの関係を係数的に示すには，資料が不十分である。

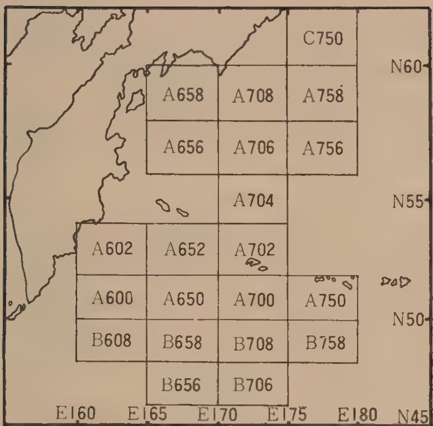
第1表に示した結果からも明らかなように，流網にてん絡混獲されたサメの数量は，時期的，場所的に変化している。これはそのまま来游，分布するサメの数量を相対的に反映しているものと考え，個体群密度の相対数度の尺度として各係数を扱った。さらにサメを混獲した独航船について，1隻平均混獲尾数を，船団1操業ごとに求めその頻度を示せば第3図のごとくになる。混獲独航船1隻当りの平均尾数は，ほとんど1～6尾の範囲に含まれた。しかし，1隻の独航船が1回の操業で10尾以上の混獲（記録された資料のうち最大例は，330反の流網に40尾）をみるような，極めて極端な例がしばしば存在する。特にアリューシヤン列

第1表　母船式サケ・マス漁業で記録されたネズミザメについて，旬別，漁区別（緯度2度×経度5度）に集計した混獲率

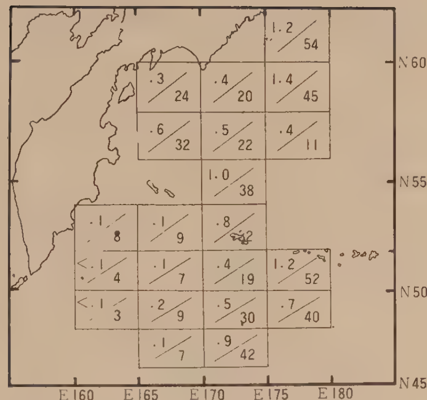
操業独航船1隻1日平均混獲尾数(A)，操業船に対する混獲独航船の割合%(B)

2°.5° 旬		5月下旬		6月上旬		6月中旬		6月下旬		7月上旬		7月中旬		7月下旬		全期	
漁区		(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)
B	656	.0	3.6	.1	5.3	.3	10.2	.2	17.5			.1	8.9	.5	36.7	.1	7.2
B	706			.2	18.8							1.0	42.2	1.3	56.2	.9	42.0
B	608			.0	3.0	.0	4.0	.1	3.9	.0	4.3	0	0	0	0	.0	3.3
B	658	.1	4.4	.1	3.3	.1	6.0	.4	17.5			.1	11.0	.1	11.4	.2	8.5
B	708	.3	20.7	.3	17.9	.5	33.7	1.6	51.6			1.2	61.5	.7	32.6	.5	29.5
B	758			1.0	51.9	.2	19.4									.7	40.0
A	600					.1	7.4	.1	5.9	.1	4.1	.0	0.8	0	0	.0	3.8
A	650	.1	6.8	.1	4.0	.1	4.0	.1	7.9	.1	9.1			.1	7.4	.1	6.7
A	700	.2	13.9	.1	10.2	.3	22.0	.8	31.7	.4	22.6	.2	4.2			.4	19.3
A	750			1.5	64.8	1.0	36.9									1.2	51.7
A	602							.1	11.0	.1	7.6	.1	6.2			.1	7.5
A	652			.1	7.1			.1	8.3	.1	10.6					.1	9.2
A	702			.4	23.9	.7	40.2	1.3	40.8	.6	27.8	.7	18.5			.8	31.6
A	704							1.1	34.4	.7	37.5	1.2	53.8			1.0	38.2
A	656									.8	45.3	.4	25.5			.6	31.9
A	706									.8	32.7	.4	16.5			.5	22.2
A	756									1.1	31.6	.6	2.6			.4	10.9
A	658									.5	28.6	.3	23.8			.3	24.1
A	708									.5	29.1	.5	22.0	.1	3.8	.4	20.4
A	758									.4	20.0	1.0	42.3	2.6	64.7	1.4	44.9
C	750													1.2	54.3	1.2	54.3
全	域	.1	7.6	.3	14.3	.3	19.2	.4	17.5	.3	16.3	.4	20.2	.7	26.8	.3	16.4

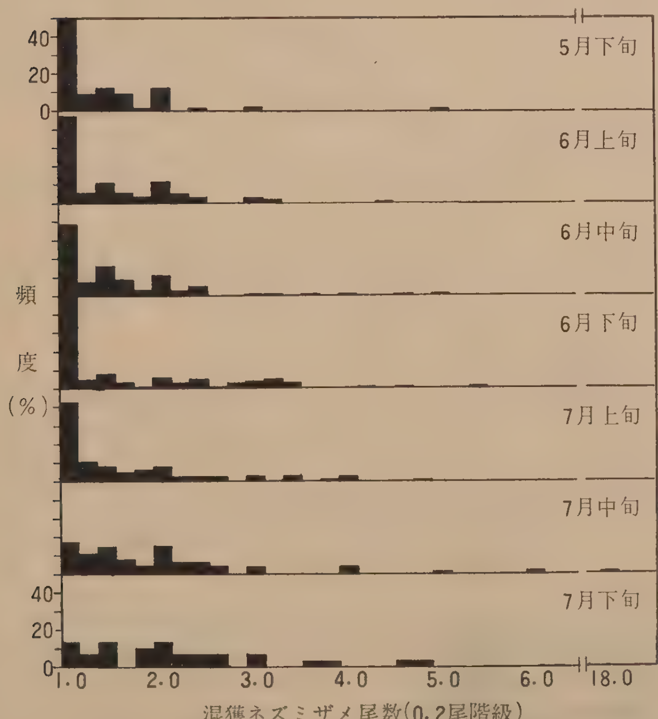
（註）漁区番号は第1図参照



第1図　1959年母船式サケ・マス漁業で，ネズミザメの混獲調査が実施された操業範囲の，緯度2度×経度5度漁区劃（第1表と対照）



第2図　母船式サケ・マス漁業におけるネズミザメ混獲状態，1959年5月下旬～7月下旬の全期間について，漁区別に集計した混獲率：(上段)操業独航船1隻1日平均混獲尾数，(下段)操業船に対する混獲独航船の割合(%)



第 3 図　混獲独航船1隻当り混獲ネズミザメ尾数の旬別変化
船団1操業ごとの平均値をもつて示す

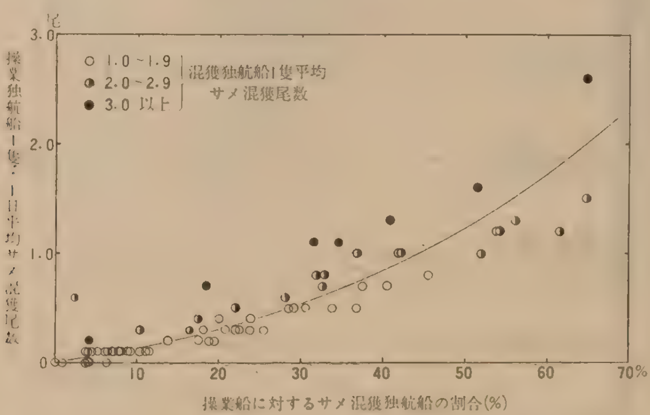
島ぞいの海域においては，この現象が顕著にみられた。

報告されたサメ混獲尾数は，操業の実態から推して実際にてん絡したものの8割程度の記録とみられ，傾向として過少である。特にサケ・マスが大量に漁獲された場合は，記録は粗雑になりがちで精度が悪くなる。1959年のサケ・マス漁期間を総平均すると，独航船1隻1日当りの平均混獲尾数は0.33となり，母船式サケ・マス流網（延操業独航船25,142隻）によって，漁期内に概ね10,000尾以上のサメがてん絡したものと推察される。

2. 分布の時期的，地理的変化

1959年の調査によって，5月下旬～7月下旬までの期間にわたり，非常に広範囲な海域におけるサメの分布に関する考察が行われた。また生物調査船の操業結果から，サケ・マスの商業的漁獲が終了した8月中旬においても，カムチヤッカ東南沖合の海域に，サケ・マスと共に生活するサメの分布，洄游が確認された。

アリューシヤン海域に5月頃から洄游を開始するサケ・マスと関連し，西部アリューシヤン列島南方水域には，5月中旬頃既にサメの来游がみられた。時期の推移にしたがい分布域は伸張拡大し，さらに来游量も6月中旬頃から急速に増加する。これらの反映として，流網にてん絡するサメ数量は増大したものと推定した（第1表）。分布域は，西部アリューシヤン列島南方水域から西方あるいは西南西へと拡大し，同様にベーリング海ではアリューシヤン列島北方水域から北方あるいは北西へと，沿岸域へ向って伸張することがうかがわれる。稼動した操業船に対するサメ混獲独航船の割合が6月中旬以降急速に増加し，これに伴い独航船1隻当りの混獲量も増大した。この両者の関係は，第4図に示したように，ほぼ指数函数的に変化している。また独航船1隻当りの混獲量の分布型の現化は，第3図に示したように時期的にやや指数型分布から対数正規型分布へと移行するような傾向である。こうした現象は，いづれも来游サメ群の密度の増減変化の反映と推察された。



第 4 図　サケ・マス流網にてん絡する混獲ネズミザメの独航船1隻当り平均混獲尾数と混獲漁船率との関係

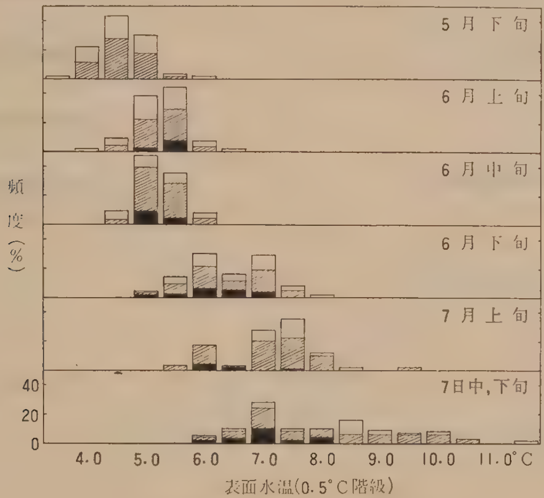
延773回の母船式操業を，旬別，漁区別に集計した各々の平均値をプロット

サメは運動性も大きく，また捕食性の外敵をもたない生態的地位から，生活空間は広いものと推察される。そしてあまり密集した群行動は，多くの場合にとらないものかも知れない。しかしながら，東経165～170度附近から以東のアリューシヤン列島南北周辺域においては，流網にてん絡するサメの混獲が，常にこれより以西のカムチヤッカ東南沿岸に近い海域のそれに比べて程度は高い（現行の漁業規制によって流網の使用量が，東経170度25分の線により東西にわけられる海域で，おのおの海中へ投入する1隻当りの流網の長さの制限が15kmと12kmと異なっている。この差を加味しても，両水域には相違が認められる）。そして時期

が遅くなるにしたがい，このアリューシャン列島周辺海域におけるサメ混獲の状態は，著しくなる（第2図第1表)。このことから，時期の推移に伴い分布が全体的に拡張するが，西部アリューシャン列島周辺の一定海域においては，次第に集積されるような傾向のサメの洄游がおこるものと推察される。

3. 分布，洄游上のその他の特性

北洋サケ・マス漁場において，相対的にサメの濃密な洄游域と考えられる範囲は，概ね黒潮水系の変質されたいわゆるアリューシャン海流，あるいはアラスカ海流に影響されるところである。これらの沖合水塊と，寒冷水系の沿岸水塊との接触水帯に，洄游は集中するものであるらしい。サメの出現は，相対的に混獲程度が高かった海域と，表面水温分布との関係からみれば，寒冷水と温暖水との各支流が舌状に分岐して接触したような海域に，比較的多い。表面水温で示される出現範囲は，5月：2.5～5.0℃，6月：4.0～8.0℃，7月：6.0～10.0℃，8月：7.5～14.0℃ である。水温上昇にしたがい6月中旬から出現範囲は，急速に拡がるが，サメの密度が比較的高いと考慮される範囲の変化はこれに比べて少い（第5図)。



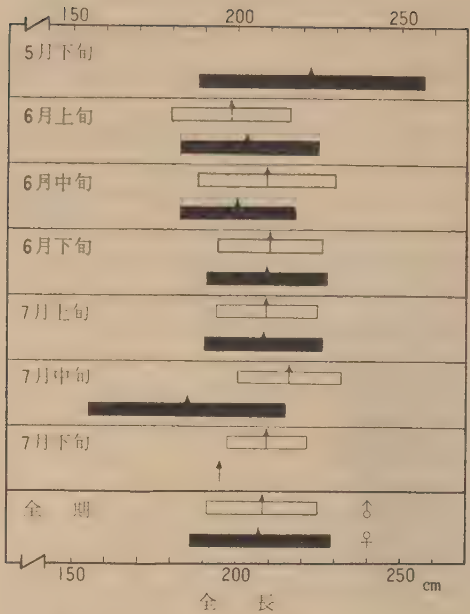
第 5 図　表面水温とネズミザメ混獲頻度との関係
船団1操業におけるサメ混獲状態を独航船1隻平均1尾以上；0.5～1.0尾；0.5尾以下の3階級に分けて，程度の高いものから順に濃淡で示す。

カムチヤッカ東南沿岸に近い西方海域を除いて，アリューシャン水域においては，サケ・マスとサメの海中における相対的な数量関係には密接な関連が認められている（佐野，1959 a)。即ち，一定水域においてサケ・マス漁獲の増加と共にそれが最大になってから1～2日くらいのずれをもって，サメ混獲量のピークがあり，両生物の密度変化は，ほぼ同じような増減を示した。このことは，同じサケ・マス魚群に対して人為的な漁獲操業と，サメの索餌洄游とがほぼ同時に干渉しあった例と推察される。

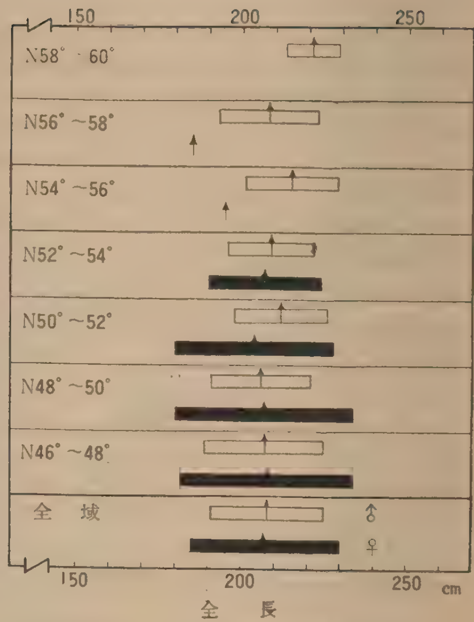
ネズミザメの魚体測定結果と胃内容物

1. 体長と体重

1959年には標本母船3隻によって248尾（♀107，♂141）の魚体測定が行われた。流網にてん絡するサメは，本邦周辺の太平洋域に出現する南方系のものに比べて，概して大型な傾向が知られている。概ね全長2m前後のものが多く，体重においても70～180kg で，100kg 前後が多い。全長の測定結果から，漁期間の総平均では雌207cm，雄208cm であった。測定した全長の組成を，旬別，緯度別にとりまとめ性別に平均値と，標準偏差を図示した(第6，7図)。6月上旬から7月上旬にかけて全長の平均値はやや増大を示すが，



第6図　サケ・マス流網で混獲されたネズミザメの全長平均とその標準偏差（旬別，性別）



第7図　サケ・マス流網で混獲されたネズミザメの全長平均とその標準偏差（緯度別，性別）

第 2 表　サケ・マス流網で混獲されたネズミザメの全長と体重
（標本母船A丸で測定された1例）
体重測定は技術的な理由で秤量誤差 ±10kg 程度あると考えられる

体重（10kg階級）＼全長（10cm階級）	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270cm	計
50kg	2													2
60						1								1
70						1								1
80				2	3									5
90				1	4	1	2							8
100					2	2	3							7
110						1	1	1						3
120						2	3	5						10
130							1	1	3					5
140							1			1				2
150							1	1				1		3
160											1			1
170														
180														
190														
200										1				1
計	2			3	9	8	12	8	3	2	1	1		49

7月中旬，下旬には比較的小型なものが多く出現した。また北緯50度附近から北は，南に比べて雄の大型が多くなり，反対に雌は比較的小型であった。

体重の記録は技術的な条件が不備であったため，統一した秤量がなされなかった。1隻の標本母船でHydroscale（秤量範囲5～2,000kg）により懸垂秤量した49尾の記録によって，全長と体重の関係を表示した（技術的な理由から概ね100kg 前後で10kg 内外の過重誤差があると思われる）（第2表）。

2. 性比と成熟

母船上で調査された248尾の性比は，雌100：雄132で，測定したうちの56.8%が雄であった。

時期的にみると5月下旬から6月上旬の初期には雌が雄より多く，次第に雌が少なくなって雄の占める割合が大きくなる傾向がみられた。場所的には北緯50度附近から南に雌が多く，反対に北方には雄が多く出現した。他の洄游性サメ類と同じように時期的，場所的に雌雄別に群を異にして構成しているような傾向がみられた。第8太成丸の調査結果からも観察したサメが，いづれも未懐妊魚であり，また雌雄分離する傾向をもって魚群を構成するのではないかと推定している（遊佐，1959)。

3. 摂餌習性に関する知見

流網で混獲されたサメの胃内容物剖検の結果は，第3，4，5表および第8図に示したとうりであった。胃内容物調査においては，内容物の種類と数量の記録と併行して，その消化程度を5段階* に識別した。

第3表　サケ・マス流網で混獲されたネズミザメの胃内容物調査の概要
（母船式サケ・マス漁業，5月下旬～7月下旬）

船団別	調査回数	胃内容物剖検サメ尾数	空胃サメ尾数 (%)	サケ・マスを摂餌せるサメ尾数 (%)	サケ・マス以外の生物だけを摂餌せるサメ尾数 (%)	捕食されたサケ・マスの種類別*出現尾数 (%) ベニ	シロ	マス	ギン	種不詳その他	計	サケ・マス以外の餌生物の種類
A 丸	29	58 (100.0)	24 (41.4)	33 (56.9)	1 (1.7)	16 (40.0)	6 (15.0)	15 (37.5)	2 (5.0)	1 (2.5)	40 (100.0)	イカ
B 丸	38	102 (100.0)	36 (35.3)	59 (57.8)	7 (6.9)	27 (34.6)	38 (48.7)	5 (6.4)	— (0.0)	8 (10.3)	78 (100.0)	イカ，ミズウオ，ダンゴウオ，その他
C 丸	27	93 (100.0)	25 (26.9)	59 (63.4)	9 (9.7)	15 (22.0)	14 (20.6)	32 (47.1)	7 (10.3)	— (0.0)	68 (100.0)	イカ，ミズウオ，ホッケ，タラ，その他
標本母船小計	94	253 (100.0)	85 (33.6)	151 (59.7)	17 (6.7)	58 (31.2)	58 (31.2)	52 (28.0)	9 (4.8)	9 (4.8)	186 (100.0)	
D 丸	22	573 (100.0)	163 (28.8)	410 (71.2)	— (0.0)	191 (46.6)	95 (23.2)	122 (29.8)	2 (0.4)	— (0.0)	410 (100.0)	
E 丸	13	33 (100.0)	9 (27.3)	20 (60.6)	4 (12.1)	12 (36.4)	2 (6.1)	14 (42.4)	— (0.0)	5 (15.1)	33 (100.0)	イカ，ミズウオダマシ，イボダンゴ，その他
合計	129	859 (100.0)	257 (29.9)	581 (67.6)	21 (2.4)	261 (41.5)	155 (24.6)	188 (29.9)	11 (1.7)	14 (2.2)	629 (100.0)	

（註）ベニ；*Oncorhynchus nerka.*　シロ；*O. keta.*　マス；*O. gorbuscha.*　ギン；*O. kisutch.*

* 消化状態は概ねオットセイ調査（水産庁，1958）に用いられた判定基準に準じて，下記のような消化階級によった。

（第Ⅰ階級）　外部形態が大部分完全で種別の判定が容易にできるもの。
（第Ⅱ階級）　消化によって外部形態が相当変化し，種別の判定が困難なもの。しかし骨（特に脊椎骨）は露出していないか，または一部しか露出していないもの。
（第Ⅲ階級）　筋肉は大部分消化され，骨と分離しているもの。
（第Ⅳ階級）　第Ⅲ階級よりさらに消化が進んで，内容が固形状の肉片としてしか認められないもの。
（第Ⅴ階級）　固形状の内容物は痕跡程度しかなく，ほとんど液状に消化されてしまったもの。

第 4 表　サケ・マス流網で混獲されたネズミザメの胃内容物組成の旬別変化

（5月下旬～7月下旬，3隻の標本付船における 253 尾の剖検例を，各餌料生物の種類別に，おのおの出現したサメの胃数で表わした）

餌生物の種類	5月下旬	6月上旬	6月中旬	6月下旬	7月上旬	7月中旬	7月下旬	計	備考
サケ・マス類									
ベニザケ	5	14	10	14	14	—	1	58	
シロザケ	8	11	14	23	1	1	—	58	
カラフトマス	—	—	11	14	24	3	—	52	
ギンザケ	—	—	—	—	—	3	6	9	
種不詳，その他	4	2	2	—	1	—	—	9	
魚類(サケ・マスを除く)									
ミズウオ亜目	1	—	—	4	—	—	1	6	ミズウオ ミズウオダマシ
ホッケ属	—	—	—	—	3	—	—	3	キタノホッケ
イボダンゴ属	—	—	—	—	—	4	2	6	イボダンゴ
タラ科	—	2	—	—	—	—	—	2	スケトウダラ
種不詳，その他	—	1	3	—	—	2	—	6	
イカ類	—	9	4	7	4	5	2	31	
空胃サメ尾数	7	13	9	25	14	8	9	85	
剖検サメ尾数	21	39	39	68	47	21	18	253	

（註）ネズミザメに捕食されたサケ・マス以外の餌料生物の学名

ミズウオ	*Alepisaurus borealis* (GILL)
ミズウオダマシ	*Anotopterus pharao* ZUGMAYER
キタノホッケ	*Pleurogrammus monopterygius* (PALLAS)
イボダンゴウオ	*Eumicrotremus orbis* (GUNTHER)
スケトウダラ	*Theragra chalcogramma* (PALLAS)

第 5 表　サケ・マス流網で混獲されたネズミザメの海域別の胃内容物組成

（5月下旬～7月下旬，5隻の母船で剖検された 717 尾の剖検例を便宜的に分けた区域別に示す。各餌料生物の種類別に，おのおの出現したサメの胃数で表わした　区域分けは第8図参照）

餌生物の種類＼区域	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	計
サケ・マス類									
ベニザケ	1	11	19	14	5	8	140	4	202
シロザケ	6	18	19	1	2	11	76	3	186
カラフトマス	1	4	—	14	18	10	120	16	183
ギンザケ	—	6	—	—	—	—	—	3	9
種不詳，その他	—	—	8	1	—	—	—	—	9
魚類(サケ・マスを除く)									
ミズウオ亜目	—	3	2	1	—	—	—	—	6
ホッケ属	—	—	—	—	3	—	—	—	3
イボダンゴ属	—	—	—	—	—	—	—	6	6
タラ科	—	—	—	—	—	2	—	—	2
種不詳，その他	—	—	4	—	—	—	—	2	6
イカ類	1	5	6		5	8	—	6	31
空胃サメ尾数	11	19	15	11	10	10	116	13	205
剖検サメ尾数	19	52	51	35	33	39	452	36	717

この調査から，次のような現象が得られた。

剖検した範囲では，約70％がサケ・マスを捕食していた。サケ・マスを捕食せずに他の餌生物だけが，胃内容物として認められた剖検例は，わずかであった。

剖検したうち約30％は，ほとんど痕跡程度の消化されたわずかな内容物を含むか，全く空虚な，空胃状態のものであった。傾向として空胃個体は，分布密度が相対的に低い洄游範囲の外縁域に，比較的顕著に出現した。

捕食されたサケ・マスの種類は，ベニザケが出現頻度多く，次いでカラフトマスが多く，シロザケもほぼ同程度に検出され，ギンザケも見出された。一般的にサメが捕食していたサケ・マスの種類は，時期的，場所的にみてそこに分布する優占種に多くは依存しているように思われた（第8図，第4，5表)。胃内に検出されるベニザケは，調査期間のほとんど全期にわたって出現しているが，特に7月上旬までの前半に多い。シロザケもベニザケと類似している。カラフトマスは，調査の範囲では6月中旬～7月中旬に出現した。ギンザケは7月中旬以降にみられた。また7月中，下旬においてサケ・マスを捕食しているサメが少くなる傾向がみられた。このことは単に時期の推移に伴いサメとサケ・マスの関連が弱くなったとみるより，調査がベーリング海北部にかたよったことが大きく影響しているものと思われる。海域別にみると，カムチヤッカ東南海域では，捕食するサケ・マスの種類にシロザケの占める割合が多く，コマンドルスキー諸島の南方，アッツ島北部の海域ではシロザケの捕食される割合が少くなり，ベニザケ，カラフトマスが多くなった。また西部アリューシヤン列島南方海域では，捕食されたベニザケ，シロザケ，カラフトマスはほぼ同じ程度であった。ギンザケが捕食された例は，カムチヤッカ東南海域から記録された。

捕食されたサケ・マス以外の生物としては，イカ類，ミズウオ，ミズウオダマシ，キタノホッケ，イボダンゴ，スケトウダラ，その他種不詳の数種類の魚類であった。これらについてはまた，サケ・マスと共に混食された剖検例もあった。サケ・マス以外の生物を主として捕食していた個体は，西部アリューシヤン列島，特にアッツ島周辺，ベーリング海に多い。前者におおいてはキタノホッケ，スケトウダラ，後者においてはイカ類，イボダンゴ等が比較的多数出現した。

第 6 表　ネズミザメの摂餌サケ・マスの消化状態
（母船式サケ・マス流網にて混獲した，標本母船3隻でのサメ剖検例145について）

消化階級	5月下旬～6月上旬		6月中旬～6月下旬		7月上旬～7月下旬		計	
		%		%		%		%
I	11	(29.0)	12	(14.0)	7	(13.0)	30	(16.8)
II	10	(26.3)	24	(27.9)	11	(20.4)	45	(25.3)
III	6	(15.8)	26	(30.2)	14	(25.9)	46	(25.8)
IV	10	(26.3)	17	(19.8)	16	(29.6)	43	(24.2)
V	1	(2.6)	7	(8.1)	6	(11.1)	14	(7.9)
計	38	(100)	86	(100)	54	(100)	178	(100)

胃内に検出された捕食サケ・マスの消化状態は，消化階級II，IIIおよびIVの状態のものの頻度が多い。けれども全般的に，ある一定の消化階級が，著しく高い割合を占めるといった傾向は，みられない。消化階級別の出現頻度は，時期の推移に伴い，消化の程度の進んだ例が多くなる。（第6表）

胃内に2尾以上のサケ・マスが同時にみられる場合，その各々は消化階級を異にする例が多く，傾向として捕食されて間もないと推察される1尾を除いて，他はこれより消化程度が極めて進んでいる。

捕食されたサケ・マスの大きさは，商業的漁獲の対象とかわらない成魚，あるいは未成魚である。胃内に検出されるサケ・マスの数量は1～3尾の範囲で，1尾の例が1番多い（第7表)。

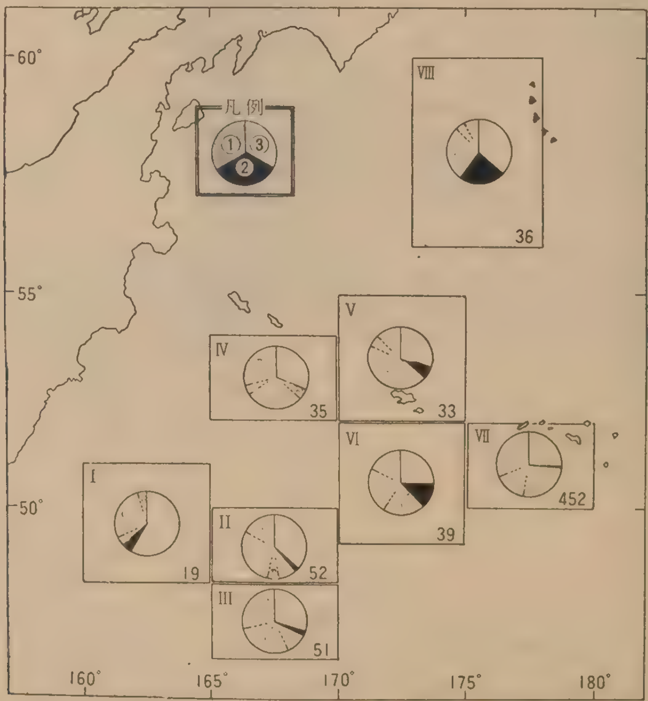
記録された胃内容物重量の範囲は，0.1～4.7kg で，摂餌個体1尾当りの胃内容物平均重量は1.7kg 前後であった（第8表)。

第 7 表　ネズミザメ1尾当りの摂餌サケ・マス尾数
（母船式サケ・マス流網にて混獲したもの）

標本母船	剖検尾数 (A)	サケ・マスを摂餌していたサメ (B)	胃内に検出された摂餌サケ・マス (C)			サメ1尾当り平均摂餌尾数	
			1　尾	2　尾	3　尾	Σ C/A	Σ C/B
A 丸	58	33	29	1	3	0.7	1.2
B 丸	102	59	41	17	1	0.8	1.3
C 丸	93	59	51	7	1	0.7	1.2
計	253	151 (100%)	121 (80.1%)	25 (16.6%)	5 (3.3%)	0.7	1.2

以上のような胃内容物調査から得た知見と，後述する裂傷サケ・マスとサメの捕食関係から，このサメの摂餌生態を次のように推察した。

サメの摂餌習性は，比較的その場所に多くいて，捕食しやすい生物をあまり選択せずに摂餌する "opportunistic feeder" である。恐らく捕食後は消化が極めて早いこと，そして一度に多量のサケ・マスを飽食することなく，また一定時刻に捕食することもないと推察される。例えば最初に捕食したものをある程度消化



第 8 図　サケ・マス流網に混獲されたネズミザメの摂餌状態：5月下旬～7月下旬 (1)サケ・マスを捕食したサメ，(2)サケ・マス以外の生物だけを捕食したサメ，(3)空胃サメとに分けおのおの海域別に剖検例に対する割合をもつて示した。サケ・マスを捕食したサメについては，胃内に検出された餌の種類別割合を一緒に示す（R：ベニ，C：シロ，P：マス，S：ギン，U?：種不詳サケ・マス類）。アラビヤ数字は剖検サメ尾数（総数717尾）。ローマ数字は便宜的な海区番号

第 8 表　ネズミザメ胃内容物の重量階級別頻度
（母船式サケ・マス流網にて混獲した90尾の例について）

胃内容物重量階級 (kg)	5月下旬～6月上旬		6月中旬～6月下旬		7月上旬～7月下旬		計	
		%		%		%		%
＜ 0.5	3	(12.0)	2	(7.7)	7	(17.9)	9	(10.0)
0.5 ～ 1.0	7	(28.0)	4	(15.4)	4	(10.2)	11	(12.2)
1.0 ～ 1.5	7	(28.0)	1	(3.9)	8	(20.5)	16	(17.8)
1.5 ～ 2.0	5	(20.0)	7	(26.9)	4	(10.2)	18	(20.0)
2.0 ～ 2.5	1	(4.0)	5	(19.2)	10	(25.8)	20	(22.2)
2.5 ～ 3.0	1	(4.0)	4	(15.4)	1	(2.6)	6	(6.7)
3.0 ～ 3.5			3	(11.5)	2	(5.1)	6	(6.7)
3.5 ～ 4.0	1	(4.0)						
4.0 ～ 4.5					2	(5.1)	3	(3.3)
＞ 4.5					1	(2.6)	1	(1.1)
合計尾数	25	(100)	26	(100)	39	(100)	90	(100)
1尾当り平均 (kg)	1.69		1.80		1.61		1.68	

した後に，順次索餌しながら行動をとるものと思われる。サメの日間摂餌量は，なお不明であるが，胃内に検出されたサケ・マスの消化状態を考慮すれば，5～8月の期間において1尾当り1日の摂餌量範囲は，サケ・マス1～3尾くらいで，少くとも1日1尾以上の捕食を行なうものと思われた。他の外洋性サメ類とほぼ同じような"opportunistic feeder"としての一般的傾向がみられたが，しかしまた，サメ胃内容物のサケ・マス魚種組成，さらに裂傷サケ・マスの検討から次のことが推察される。捕食されたサケ・マスの種類によって，逃避力に強弱があり，これに伴ってサメに捕食される場合におのおの難易性があるのではないかと思われる。

裂傷サケ・マスとサメの捕食行動について

海洋で漁獲されるサケ・マスのなかには，体側にあたかも鋭利な刃物で切りつけられたような，裂傷をもつ損傷魚がしばしば発見される。従来この種の損傷は，わが国においては"トッカリ傷"，アメリカにおいては"piniped scars"等と称されてるように，ほとんどが海獣に加害されたものと，やや通念的に扱われている。しかしながら既往の短報（佐野，1959,b）に記録したように，海洋における裂傷サケ・マスのなかには，サメの捕食攻撃から逃避した際に負わされた傷痕と推定できるものが，相当含まれている。

概して，海獣に負わされたと考えられる傷は,加えられた攻撃の行為が比較的そのまま反映した型である。これに対して，サメとの関連によって生じたと推定しうる傷は，サケ・マス自体の逃避行動がかなり作用して形成されたものと思われる。したがって両者の裂傷の型は，それぞれ形成過程の相異によって若干違った傾向をもつはずである。けれども現在の段階では十分このことを客観性をもって判別できず，多くは観察者の主観によって左右される。

漁獲物中に発見されるサケ・マスの裂傷の形状，サメの形態，特に口部構造の特徴，サメの胃内容物から得たいくつかの確証等を綜合して次のような推定をした。

サメの捕食攻撃を受け追尾されたサケ・マスは，最初に捕捉されくわえられ次の動作でのみ下される前に逃避しようと機敏に行動したとする。首尾よく前上方へ逃がれさったとき，このサケ・マス自体の逃避行動のために，サメの歯により生じた傷が，裂傷に変化したものであろう。サメの胃内に検出され，しかも判然とした裂傷をもったサケ・マスは，一旦逃避した直後に再び追跡捕食されたものと推察した。捕捉されくわえられた当初は,サケ・マスの体側には噛み合ったサメの歯列に対応するような小さな傷の集合がみられる。

これがサケ・マス自体の尾柄を振り動かす推進と，その逃避方向とに関連し，噛み傷の集合体は伸張復合され一つの大きな裂傷に変化したものと推定した　したがって，この形成過程によってときには多数の小裂傷となったり，櫛状に派生した裂傷，平行もしくは交叉した数条の裂傷となる場合もあるものと思われる　サメの歯列の特徴をあわせて考慮すれば，このような可能性は推定される　傷の多くはサケ・マスの体側の片面のみに生じているが，このことも，上顎が頭蓋骨と関節しないサメの形態および攻撃方向等が関連するものと思われる。サケ・マスの両体側に生じた裂傷は，形状と位置が全く不相称で，サメの上顎と下顎のづれを反映している。

サメはサケ・マスを直接的に餌として捕食しているほかに，損傷魚の起因として大きな役割をなしていることが示唆される。

逃避した損傷魚がさらに生きのびて，再び漁獲される機会がどの程度かはわからぬが，損傷魚の割合はサメを含めてサケ・マスに関連する各種の攻撃から逃避しえたある範囲を示すものである　したがって損傷サケ・マス――特に裂傷魚の混在率は，天敵による食害量の函数になりうるものである　サケ・マス裂傷魚の

第 9 表　サケ・マスの沖合漁獲物あるいは溯上親魚中に認められる食害生物から受けた損傷魚の割合（%）

調査対象	期間	区域	損傷魚の出現率%（上段：平均，下段：範囲）						備考
			ベニ	シロ	マス	ギン	スケ	計	
延縄漁獲物	'59年 7月上旬～8月下旬	アリューシャン，ベーリング海域	0.9 0～25.0	2.8 0～10.3	0.8 0～29.4	1.7 0～33.3	0	1.7 0～6.3	標識放流調査船（天鷹丸）調査回数33，計5,272尾
母船式流網(1) 商業的漁獲物	'59年 6月上旬～7月上旬	アリューシャン，ベーリング海域	1.1 0.8～2.3	1.3 1.3～1.7	0.6 0.5～2.2		—	1.1 0.9～1.8	母船上の調査，ベニ，シロ，マスのみ検査，調査尾数 計101,260尾
母船式流網(2) 商業的漁獲物	'59年 6月上旬～7月下旬	アリューシャン，ベーリング海域	3.0 1.1～7.5	4.1 1.3～11.2	3.6 1.0～4.8	—	—	3.7 1.4～6.8	母船上の調査，ベニ，シロ，マスのみ検査，調査回数35，計97,398尾（大日本水産会の資料による）
流網漁獲物	'59年 8月中旬	オホーック海	0	3.2 0.14.8	1.3 0.1.5	4.2	—	2.8 0.9, 5.7	生物調査船（北星丸）調査回数2，計394尾
流網漁獲物	'59年 5月上旬～下旬	日本海	—	—	2.5 0.8～3.5	—	—	2.5 0.8～3.5	石川県水試（1959）調査回数7，計3,480尾
巾着網漁獲物	'56年～'58年	北太平洋	—	—	—	—	—	2.4	U. S 標識放流調査船（Mathisen, 1959）調査尾数計36,223尾，加害生物　トド
溯上親魚（1）	'48年～'51年	アムグン河（アムール水系）	—	—	4.0～10.8	—	—	4.0～10.8	ヴエ・ヴエ・アブラーモフ（1953）加害生物　アザラシ
溯上親魚（2）	'59年 6月中旬～8月上旬	Chignik（アラスカ半島）	8.2	—	—	—	—	8.2	（Roos, 1960）調査尾数3,341尾 加害生物　アシカ

（註）各々の調査は観察の内容と程度を異にしているので，かならずしも同一に扱うことはできない。ここでは傾向を知る意味でまとめて表示した。

出現率は，時期的，場所的，さらにまた魚種によって異なる（第9表)。傾向としてシロザケ,ギンザケが他の種類に比べて，裂傷魚の割合が比較的高い。このことは，害魚あるいはその他の海洋動物の捕食攻撃に対する，逃避力の強いことを示すものかもしれない。今後さらに詳細な検討を行い，この点をたしかめたい。

ま　と　め

サケ・マス資源の豊度に関連する要因の一つである自然減耗の究明という観点から，ネズミザメの天敵としての役割について系統だてて調査されたことはなかった。1959年の調査の実施によって，これまでのサケ・マス流網の操業上の経験的知識，あるいは断片的知見の段階から進んで，サケ・マスとサメの連鎖について検討がなされた。

この結果，アリューシヤン海域においてサケ・マスの生活と時期的，場所的に相当長期間にわたり捕食連鎖を通じて関連しあうサメの索餌洄游群の様相が，かなり明確にされた。即ち，4月頃まで三陸沖合，北海道の南方，あるいは東方沖合に広く越冬分布していたサケ・マスは，黒潮系水帯の北方への拡張に伴い，次第に北方あるいは北西へと索餌と産卵のための洄游を開始する。これと期を前後してアラスカ湾よりアリューシヤン列島の南を沿って西流するアラスカ海流（黒潮の北側を東流する亜寒帯流の反流）の発達につれ，東から西方へとサメの索餌洄游がおこるものと推定される。そして，サメ魚群は5月頃にはアッツ,キスカ，アムチトカ島周辺の西部アリューシヤン海域に来游し，6月上旬頃から次第に顕著となり，集積されるようにこの海域へ増加してくる。概ねサメは，アリューシヤン海域において8月中旬頃まで，サケ・マスを捕食しながら生活しているものと確認された。

しかし，現在の調査段階では両生物の“食う——食われる”の関係を，量的に論ずることはできない。アリューシヤン海域へ来游するサメ現存量の,密度指数となるべき混獲記録も経年的に十分蓄積されていない。

また，現在の漁業生物学の知見からは，常識的にサメによる食害の影響が，サケ・マスの数量変動に決定的な働きかけをなしているとは先ず考えられていない。しかし既に開発され1世紀以上の歴史をもつ北西太平洋のサケ・マス資源は，近年においては開発の極相に達し，次第にその漁業生産の水準を低下している。この一方ではまた商業的漁獲の対象と同じ大きさの，しかも非常に莫大な数量のサケ・マスがサメに捕食されていると確認できる現象が認められている。サケ・マス自然集団におよぼす人間活動——漁獲の効果を，天敵による食害に転嫁するというような態度でなく，サケ・マスの捕食生物としての害魚ネズミザメの存在を，漁獲の影響を含めた環境との調和における自然減耗に関する要因の分析という立場から，他の天敵と共に理解しようとする努力はさらに必要である。

引　用　文　献

アブラーモフ，ヴェ・ヴェ（1953）：アムール産サケ・マスの天敵問題，ソ連科学アカデミー全連邦漁業問題会議報告．北洋資源研究協議会，ソ連北洋漁業関係文献集（1959）第36集．

石川県水産試験場（1959）：日本海マスに関する調査報告．(昭和34年度，事業報告別冊1)．

Mathisen, O. A. (1959)：Studies on Steller Sea Lion (*Eumetopias jubata*) in Alaska. Transaction of 24th North Amer. Wildlife Conference.

Roos, J. F. (1960)：Red salmon studies–Chignick, Research in Fisheries … 1959, Fish. Research Inst. Univ. of Wash., Contribution 77.

佐野蘊（1959 a）：サケ・マス食害生物としてのネズミザメ．北水試月報，16(2)．

——— (1959 b)：サケ・マス裂傷魚の起因．北水試月報，16（9）．

——— (1960)：海洋生活期におけるサケ・マスの害魚，特にネズミザメについて．水産庁，日ソ漁業委員会準備資料．

Strasburg, D. W. (1958)：Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the Central Pacific Ocean. U. S. Fish and Wildlife Service, Fish. Bull. 58 (138).

水産庁（1958）：条約第1年度日本側オットセイ調査報告．

遊佐多津男（1959）：昭和34年度第8大成丸調査船による北太平洋およびベーリング海ネズミザメ調査報告．

附 図 説 明

Fig. 1 ネズミザメの胃内容物剖検例（I）

1959年7月5日，母船A丸にて．

剖検したネズミザメ，体重 110 kg，全長 200 cm，♀；胃内容物，ベニザケ1尾，カラフトマス2尾，内容総重量 2.5 kg．

(Fig. 1–a) 捕食されて間もないと推察される裂傷と噛み傷をもったベニザケ；尾叉長 46 cm，消化階級I．

(Fig. 1–b) 同上胃噴門部を開いて消化の進んだカラフトマス2尾を示す，消化階級III．

Fig. 2 ネズミザメの胃内容物剖検例（II）

1959年6月29日，母船A丸にて．

(Fig. 2–a) 摘出したネズミザメの胃全形…左より(1)体重 125kg，全長 210cm，♂ (2)体重 100kg，全長 210 cm，♂ (3)体重 130 kg，全長 230 cm，♂ の各個体から摘出．

(Fig. 2–b) 同上胃を開いて内容物を示す…左より(1) ベニザケ，尾叉長約 57 cm，♂，消化階級II (2) ベニザケ，尾叉長約 64 cm，♂，消化階級I (3) カラフトマス，消化階級III．

Fig. 3 ネズミザメの胃内容物剖検例（III）

1959年7月5日，母船A丸にて

剖検したネズミザメ，体重 150 kg，全長 220 cm，♂；胃内容物，ベニザケ2尾分，カラフトマス1尾，内容総重量 4kg．

(Fig. 3–a) 捕食されて間もない体表にサメの噛み傷をもつベニザケと摘出した胃．

(Fig. 3–b) 同上ベニザケとその右側に既に消化の進んだベニザケ肉塊（下側）とカラフトマスの小肉片（上側）．

Fig. 4 ネズミザメの口部の拡大，両顎の歯を示す．

Fig. 5 ネズミザメの捕獲攻撃から逃避した際に生じた傷が発展した裂傷と推察した，典型的なベニザケ損傷魚．

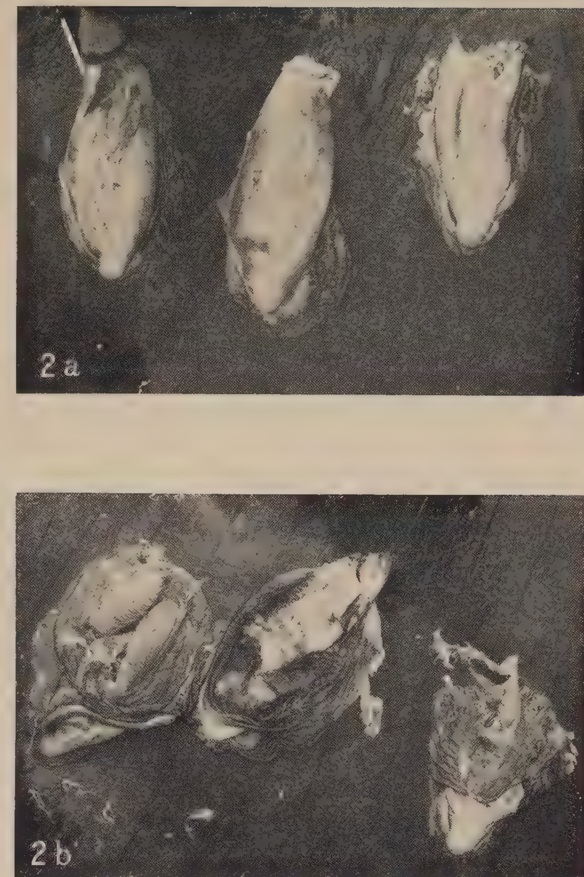
Fig. 6 サケの傷痕の部位と，ネズミザメの口器構造とから推察した，サメとサケ・マス捕捉位置との関連模式図．図中の斜線部位は，写真 (Fig. 7) の範囲を示す．

Fig. 7 シロザケ（尾叉長 53 cm）の体側にみられた傷痕，ネズミザメの歯列と極めて合致するので噛み傷と推察．

附 図 I



附 図 II

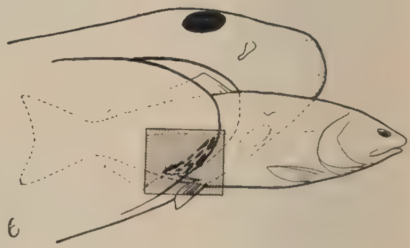


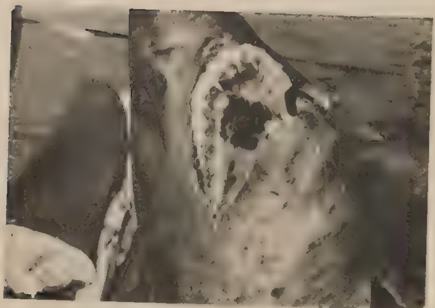
附図 III～VII

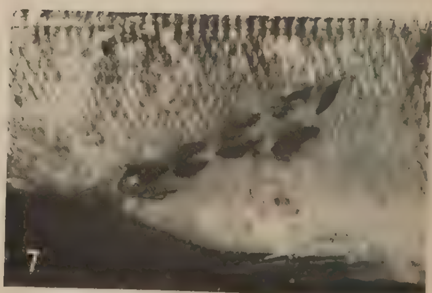












昭和35年 9 月10日　印刷
昭和35年 9 月20日　発行

編集兼発行者　水産庁北海道区水産研究所

札幌市南 2 条西 6 丁目
印刷者　山藤国八

札幌市南 2 条西 6 丁目
印刷所　山藤印刷株式会社

BULLETIN
OF THE
HOKKAIDO REGIONAL
FISHERIES RESEARCH LABORATORY
FISHERIES AGENCY

No. 22

CONTENTS

September, 1960

SANDO PRINTING CO., LTD.